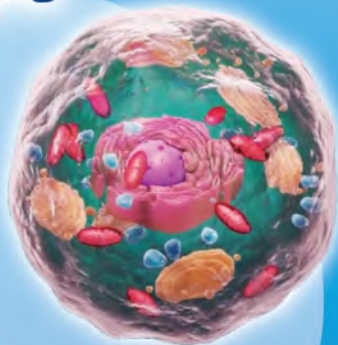


М. Л. Дашков А. Г. Песнякевич А. М. Головач

БИОЛОГИЯ



11

М. Л. Дашков А. Г. Песнякевич А. М. Головач

БИОЛОГИЯ

Учебное пособие для 11 класса
учреждений общего среднего образования
с русским языком обучения
(с электронным приложением
для повышенного уровня)

Под редакцией *М. Л. Дашкова*

*Допущено
Министерством образования
Республики Беларусь*

Минск «Народная асвета» 2021

Правообладатель Народная асвета

УДК 57(075.3-161.1)

ББК 28.0я721

Д21

Авторы:

М. Л. Дашков (введение, гл. 1, 3, 6, 8, примеры решения задач, словарь основных терминов и понятий); *А. Г. Песнякевич* (гл. 4, 5, 7); *А. М. Головач* (гл. 1, 2, 3, 8)

Рецензенты:

кафедра биологии учреждения образования «Белорусский государственный медицинский университет» (кандидат биологических наук, доцент, заведующий кафедрой *В. В. Давыдов*); учитель биологии высшей квалификационной категории государственного учреждения образования «Гимназия № 146 г. Минска» *Л. Г. Григорьева*

Электронное приложение для повышенного уровня
размещено на ресурсе profil.adu.by

ISBN 978-985-03-3616-3

© Дашков М. Л., Песнякевич А. Г.,
Головач А. М., 2021

© Оформление. УП «Народная асвета»,
2021

Правообладатель Народная асвета

Дорогие друзья!

Раздел школьного курса биологии, изучаемый в 10-м и 11-м классах, посвящен рассмотрению общих закономерностей живой природы. В этом учебном году вы продолжите знакомство с важнейшими природными процессами и явлениями, законами существования и взаимодействия биологических систем разного уровня организации.

Вам предстоит узнать, как устроены и функционируют клетки живых организмов, какие вещества входят в их состав и в чем заключается биологическая роль этих соединений. Вы познакомитесь с неклеточными формами жизни, расширите свои представления о процессах жизнедеятельности и механизмах их регуляции. Также вы изучите закономерности эволюции живых организмов, их наследственности и изменчивости. Полученные знания помогут вам найти ответы на многие вопросы о живой природе, сформировать целостную научную картину окружающего мира, пригодятся в повседневной жизни.

Учебное пособие включает восемь глав, разделенных на параграфы. Каждая глава начинается с краткого вступления и заканчивается рубрикой **ПОДВЕДЕМ ИТОГИ**, содержащей основные выводы по данной теме.

Текст параграфов включает основной и дополнительный материал. Самые важные термины и понятия выделены **жирным шрифтом**, другие отмечены *курсивом*.

Дополнительный материал отмечен вертикальной линией. Он позволяет расширить, углубить или конкретизировать знания, ознакомиться с интересными биологическими фактами.

Текст параграфов снабжен рисунками, схемами и таблицами, которые помогут вам наглядно представить биологические объекты, обобщить информацию о них и лучше усвоить изучаемый материал.

В конце каждого параграфа на цветном фоне с пиктограммой  приводятся краткие выводы. Это главная информация по изучаемому материалу, на которую нужно обратить особое внимание.

После каждого параграфа приводятся вопросы и задания, обозначенные пиктограммой . Некоторые из них отмечены звездочкой (*).

Чтобы успешно справиться с такими вопросами и заданиями, нужно особенно постараться и в ряде случаев использовать знания, полученные при изучении предыдущих разделов биологии или других предметов.

Некоторые параграфы содержат рубрику «Мои биологические исследования», которая обозначена пиктограммой . В ней предлагаются задания, которые помогут вам расширить кругозор и закрепить изучаемый материал на практике. Многие из этих заданий вы сможете сделать дома. Для выполнения некоторых из них понадобится специальное оборудование (например, микроскоп) или реактивы, работа с которыми требует неукоснительного соблюдения правил техники безопасности. Такие задания рекомендуется выполнять в школе под руководством учителя. Важно отметить, что выполнение заданий рубрики «Мои биологические исследования» не носит обязательный характер.

Электронное приложение, содержащее материалы для повышенного уровня, размещено на национальном образовательном портале (<http://profil.adu.by>). Зайти на сайт можно с помощью QR-кода .

Это приложение также включает задания рубрики «Мои биологические исследования», перейти к которым вы можете с помощью QR-кодов, приведенных в учебном пособии.

Переход к материалу повышенного уровня отмечен знаком .

В конце учебного пособия даны примеры решения задач по разным темам, а также словарь основных терминов и понятий.

Желаем вам успехов в изучении биологии!

Авторы



Введение

Живая природа поражает многообразием форм. На планете Земля крошечные организмы, различимые только с помощью микроскопа, соседствуют с огромными, размеры которых составляют десятки метров. Одни из них встречаются в водной среде, другие — в наземно-воздушной, третьи в качестве среды жизни освоили почву, а некоторые обитают в других организмах. Существуют подвижные и неподвижные формы, относительно примитивно устроенные и высокоорганизованные. Однако, несмотря на такое разнообразие, все живые организмы обладают общими признаками и свойствами.

Вы знаете, что живые организмы имеют **единый химический состав**, отличающий их от объектов неживой природы, и **клеточное строение**. Обязательным условием существования организма является **обмен веществ (метаболизм)**, который сопровождается **преобразованием энергии**. К общим свойствам всего живого также относится способность к **саморегуляции, размножению, росту и развитию**.

Вам также известно, что живые организмы реагируют на изменения окружающей среды. Например, хламидомонада с помощью светочувствительного глазка воспринимает свет и перемещается к более освещенным участкам водоема. В ответ на изменение температуры окружающей среды открываются и закрываются цветки тюльпана. Человек поворачивает голову в сторону источника неожиданного звука. Это универсальное свойство всего живого называется **раздражимостью**.

При изучении биологии в 10-м классе вы на множестве примеров убедились, что **приспособленность к окружающей среде** также является неотъемлемой чертой живых организмов. Каждый из них обладает рядом адаптаций, обеспечивающих выживание и размножение в той или иной среде обитания.

Перечень особенностей живых организмов следует дополнить такими свойствами, как **наследственность** и **изменчивость**. Наследственностью называют способность организмов сохранять свои признаки и свойства и передавать их потомкам в неизменном виде, а изменчивостью — способность приобретать новые признаки и свойства.

Как вы знаете, структурно-функциональной единицей живых организмов является клетка. Она обладает всеми признаками и свойствами живого. Есть организмы, представленные одной клеткой, и те, в состав которых входит множество клеток. В клетках протистов, грибов, растений и животных имеется ядро. Это **ядерные организмы**, или **эукариоты**. Клетки бактерий лишены ядра, такие организмы называются **доядерными** или **прокариотами**. Таким образом, эукариоты и прокариоты представляют собой **клеточные формы жизни** (рис. 1).

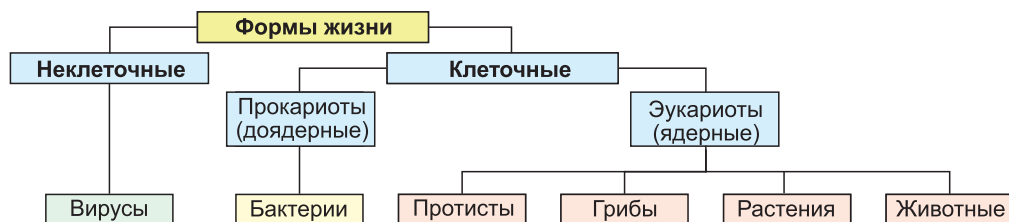


Рис. 1. Неклеточные и клеточные формы жизни

Однако наряду с организмами, имеющими клеточное строение, существуют и **неклеточные формы жизни** — вирусы. Это паразиты, которые могут функционировать только внутри клеток прокариот или эукариот. Вне клеток своих хозяев вирусы не проявляют признаков живого, поэтому их нельзя однозначно отнести к живым организмам. Эти неклеточные формы, образно говоря, находятся на границе живой и неживой природы.

Химические компоненты живых организмов



Из курса биологии 10-го класса вы знаете, что живая природа представляет собой совокупность биологических систем разного уровня организации, вплоть до биосферного. Однако в основе существования и функционирования любой живой системы, какой бы сложной она ни была, лежит взаимодействие молекул различных веществ — белков, углеводов, липидов, нуклеиновых кислот и др. Следовательно, начальным уровнем организации жизни является **молекулярный**. Биологические молекулы обеспечивают хранение, реализацию и передачу наследственной информации, обмен веществ, преобразование энергии и другие процессы жизнедеятельности. Изучение строения и функций биомолекул помогает понять явления, происходящие на последующих, более высоких уровнях.

§ 1. Содержание химических элементов в организме. Макро- и микроэлементы

Живые организмы имеют особый химический состав, отличающий их от объектов неживой природы. Это проявляется, прежде всего, в различиях строения и количественного соотношения химических веществ. Однако вещества, входящие в состав живых организмов, образованы атомами тех же химических элементов, из которых состоят объекты неживой природы. В живых организмах массовая доля одних элементов достигает 10 % и более, других содержится меньше, а некоторые присутствуют в исключительно малых количествах.

Макроэлементы. Химические элементы, содержание которых в живых организмах составляет более 0,01 %, называются **макроэлементами**. В живой природе наиболее распространены четыре макроэлемента: кислород (O), углерод (C), водород (H) и азот (N). Их суммарная массовая доля превышает 98 %. Эти элементы являются основой строения органических соединений. Помимо этого, водород и кислород входят в состав воды.

Молекулы многих органических веществ также содержат атомы серы (S) и фосфора (P). Кроме того, к макроэлементам относятся натрий (Na), калий (K), магний (Mg), кальций (Ca) и хлор (Cl).

У человека ключевую роль в осуществлении таких процессов, как свертывание крови, сокращение мышц, проведение нервных импульсов и многих других, играет кальций. Совместно с фосфором этот макроэлемент обеспечивает нормальное развитие и функционирование костей и зубов. В организме взрослого человека содержится приблизительно 1,7 кг кальция, причем около 99 % — в костной ткани. Потребность в кальции зависит от возраста. Для взрослых людей и детей в возрасте от 4 до 8 лет она составляет 800—1000 мг в сутки, а для подростков — 1300 мг (подумайте почему). Довольно много кальция содержится в молочных продуктах, зерновых, бобовых, орехах, капусте. Усвоению этого важного элемента способствуют витамин D (вспомните его основные источники), молочный сахар — лактоза, а также ненасыщенные жирные кислоты, которыми богаты растительные масла, рыба, авокадо и др.

Микроэлементы. Химические элементы, массовая доля которых в живых организмах не превышает 0,01 %, относятся к **микроэлементам**. В состав этой группы входят такие металлы, как железо (Fe), цинк (Zn), медь (Cu), марганец (Mn), кобальт (Co), а также неметаллы фтор (F), йод (I) и др.

Микроэлементы необходимы живым организмам для осуществления важнейших биохимических и физиологических процессов. Они входят в состав многих ферментов, некоторых гормонов, витаминов и других биологически активных веществ. Например, железо и медь входят в состав ферментов, обеспечивающих клеточное дыхание, а кобальт — в состав витамина B₁₂. Структурным компонентом гормона *инсулина* является цинк. Молекулы *трийодтиронина* и *тироксина* (важнейших гормонов щитовидной железы, регулирующих обмен веществ, рост и развитие организма) содержат атомы йода.

В организме взрослого человека содержится около 20 мг йода, из них не менее 60 % сосредоточено в щитовидной железе. Суточная потребность в йоде определяется возрастом человека, его физиологическим состоянием, массой тела и другими факторами. Для здорового взрослого человека она составляет 0,15 мг.

Интересно, что целебные свойства йода были известны за несколько тысяч лет до того, как был открыт этот химический элемент. В китайском кодексе 1567 г. до н. э. содержались рекомендации по применению морских водорослей, содержание йода в которых может достигать 1 %, для лечения заболеваний щитовидной железы.

Степень важности того или иного химического элемента для организма не определяется его массовой долей. Так, медь, содержание которой в живых организмах обычно не превышает 0,0002 %, и кобальт, массовая доля которого составляет менее 0,0001 %, абсолютно необходимы для процессов кроветворения у животных и синтеза хлорофилла у растений.

Более подробная информация о содержании химических элементов в живых организмах и их биологической роли приведена в таблице 1.

Таблица 1. Биологически важные химические элементы

Элемент	Содержание, %*	Биологическая роль
Макроэлементы		
Кислород (О)	65—75	Входит в состав большинства органических и многих неорганических веществ. Обеспечивает клеточное дыхание и другие окислительные процессы, в ходе которых выделяется необходимая организму энергия
Углерод (С)	15—18	Является основой строения всех органических веществ
Водород (Н)	8—10	Входит в состав воды и всех органических веществ
Азот (N)	1,5—3	Входит в состав многих органических веществ, в том числе белков, нуклеиновых кислот, АТФ
Кальций (Са)	0,04—2	Является важнейшим компонентом костной ткани и эмали зубов, обеспечивает сокращение мышц, участвует в свертывании крови. У растений входит в состав клеточной стенки
Фосфор (Р)	0,2—1	Входит в состав некоторых органических веществ (ДНК, РНК, АТФ, фосфолипидов и др.), костной ткани и эмали зубов
Калий (К)	0,15—0,4	Участвует в генерации нервных импульсов, регулирует ритм сердечной деятельности. Также участвует в процессе фотосинтеза
Сера (S)	0,15—0,2	Входит в состав некоторых органических веществ, например белков. Участвует в формировании пространственной структуры белковых молекул
Хлор (Cl)	0,05—0,1	Играет важную роль в водно-солевом обмене живых организмов. Входит в состав желудочного сока животных
Натрий (Na)	0,02—0,03	Участвует в генерации нервных импульсов, поддерживает нормальный ритм сердечной деятельности, влияет на синтез гормонов. Играет важную роль в водно-солевом обмене живых организмов
Магний (Mg)	0,02—0,03	Входит в состав хлорофилла, многих ферментов, а также в состав костной ткани и эмали зубов

Продолжение

Элемент	Содержание, %*	Биологическая роль
Микроэлементы		
Железо (Fe)	0,01	Входит в состав многих ферментов, гемоглобина и миоглобина. Участвует в процессах клеточного дыхания и фотосинтеза
Цинк (Zn)	0,0003—0,0005	Входит в состав инсулина и многих ферментов. Принимает участие в процессах синтеза гормонов растений
Медь (Cu)	0,0002	Участвует в процессах фотосинтеза и клеточного дыхания, необходима для синтеза хлорофилла и гемоглобина. Входит в состав гемоцианинов — дыхательных пигментов крови и гемолимфы некоторых беспозвоночных животных
Фтор (F)	0,0001	Входит в состав костной ткани и эмали зубов
Йод (I)	0,0001	Входит в состав гормонов щитовидной железы
Марганец (Mn)	менее 0,0001	Входит в состав или повышает активность ряда ферментов. Участвует в процессе фотосинтеза
Кобальт (Co)	менее 0,0001	Входит в состав витамина B ₁₂ , участвует в процессах кроветворения. Необходим для синтеза хлорофилла
* Содержание химических элементов приведено не для запоминания		



Химические элементы в зависимости от содержания в живых организмах подразделяют на макроэлементы и микроэлементы. Организмы более чем на 98 % состоят из четырех макроэлементов: кислорода, углерода, водорода и азота. Каждый химический элемент выполняет определенные биологические функции. Массовая доля элемента не является показателем степени его важности для организма.



1. Укажите группу, в которой все элементы относятся к макроэлементам. В какой группе все элементы относятся к микроэлементам?

а) Железо, сера, кобальт; б) фосфор, магний, азот; в) натрий, кислород, йод; г) фтор, медь, марганец.

2. Какие химические элементы называются макроэлементами? Перечислите их. Каково значение макроэлементов для живых организмов?

3. Какие элементы составляют группу микроэлементов? Приведите примеры. В чем заключается биологическая роль микроэлементов?

4. Установите соответствие между химическим элементом и его биологической функцией:

- | | |
|------------|--|
| 1) кальций | а) участвует в синтезе гормонов растений, входит в состав инсулина |
| 2) магний | б) входит в состав гормонов щитовидной железы |
| 3) кобальт | в) является компонентом хлорофилла |
| 4) йод | г) входит в состав гемоцианинов некоторых беспозвоночных животных |
| 5) цинк | д) необходим для мышечного сокращения и свертывания крови |
| 6) медь | е) входит в состав витамина B ₁₂ |

5*. На основании материала о биологической роли макро- и микроэлементов и знаний, полученных при изучении организма человека в 9-м классе, объясните, к каким последствиям может привести недостаток тех или иных химических элементов в организме человека.

6*. В таблице указано содержание основных химических элементов в земной коре (по массе, в %). Сравните состав земной коры и живых организмов. Какие факты позволяют сделать вывод о единстве живой и неживой природы? В чем заключаются особенности элементарного состава живых организмов и как их можно объяснить?

Элемент	Содержание, %	Элемент	Содержание, %	Элемент	Содержание, %
Кислород	49,13	Натрий	2,4	Углерод	0,35
Кремний	26	Магний	2,35	Хлор	0,2
Алюминий	7,45	Калий	2,35	Фосфор	0,125
Железо	4,2	Водород	1	Сера	0,1
Кальций	3,25	Титан	0,61	Азот	0,04



«РЕЗИНОВЫЕ» КОСТИ
Помощь РАСТЕНИЯМ



§ 2. Химические соединения в живых организмах. Неорганические вещества

В состав живых организмов входят разнообразные химические соединения, образованные атомами различных элементов. Ключевую роль в осуществлении процессов жизнедеятельности играют *органические* вещества — белки, углеводы, липиды, нуклеиновые кислоты и др., которые в неживой природе практически не встречаются. Однако не все соединения, присущие организмам, специфичны только для живой природы. Такие *неорганические* вещества, как вода, неорганические (минеральные) соли и кислоты, широко распространены и в неживой природе.

Вода. В количественном отношении первое место среди веществ, входящих в состав живых организмов, занимает вода. Ее массовая доля в организмах в среднем составляет 65—80 %. Количество воды неодинаково в разных тканях и органах. Так, в сочных плодах растений может содержаться до 98 % воды, а в зерновках злаков, семенах подсолнечника, льна, бобовых ее массовая доля составляет 7—14 %. Плазма крови, лимфа, тканевая жидкость, секреты большинства желез животных более чем на 90 % состоят из воды. В скелетных мышцах человека массовая доля воды составляет около 76 %, а в жировой ткани — приблизительно 30 %. С возрастом содержание воды в организме постепенно снижается.

Из курса химии вы знаете, что в молекуле воды (H_2O) два атома водорода соединены с атомом кислорода ковалентными полярными связями. Связи $\text{H}-\text{O}-\text{H}$ расположены под углом $104,5^\circ$ друг к другу. Кислород обладает большей электроотрицательностью, чем водород, поэтому атом кислорода притягивает к себе общие электронные пары и приобретает частичный отрицательный заряд. Атомы водорода приобретают частичный положительный заряд, т. е. молекула воды является **полярной** (рис. 2).

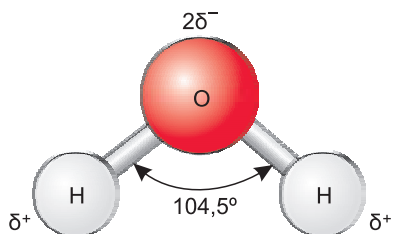


Рис. 2. Строение молекулы воды

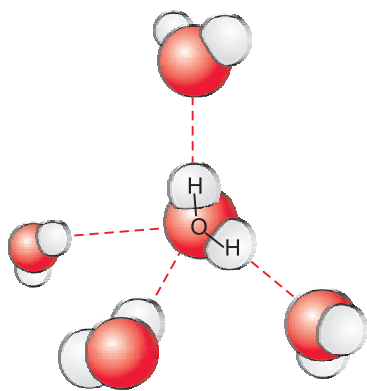


Рис. 3. Водородные связи между молекулами воды

Между атомом кислорода одной молекулы воды и атомом водорода другой молекулы возникает электростатическое притяжение. Такое взаимодействие, более слабое, чем ионная связь, называется **водородной связью**. Каждая молекула воды притягивает к себе за счет образования водородных связей еще четыре молекулы (рис. 3).

Таким образом, молекулы воды связаны друг с другом. Поэтому вода при температурах от 0°C до 100°C может сохранять жидкое агрегатное состояние, тогда как подобные ей водородные соединения (например, H_2S , NH_3 , HF) являются газами.

Роль воды в живых организмах связана с ее свойствами, прежде всего с малыми размерами молекул, их полярностью и способностью образовывать водородные связи между собой и с другими соединениями.

Благодаря полярности молекулы воды способны формировать так называемые

гидратные оболочки вокруг ионов и полярных молекул. Это способствует обособлению частиц и препятствует их склеиванию друг с другом, что особенно важно, например, для белковых молекул.

Полярность молекул и способность образовывать водородные связи делает воду **универсальным растворителем** для **полярных веществ**, лучшим, чем большинство жидкостей. В зависимости от степени взаимодействия с молекулами воды соединения делят на гидрофильные и гидрофобные. **Гидрофильными** являются полярные вещества, которые активно взаимодействуют с молекулами воды за счет образования многочисленных водородных связей, что и обуславливает их хорошую растворимость (рис. 4, а). К гидрофильным соединениям относятся низшие спирты и карбоновые кислоты, моносахариды, дисахариды и др. Неполярные вещества являются **гидрофобными**, они не формируют водородные связи с молекулами воды и не растворяются в ней (рис. 4, б). Это высшие карбоновые кислоты, жиры и некоторые другие соединения.

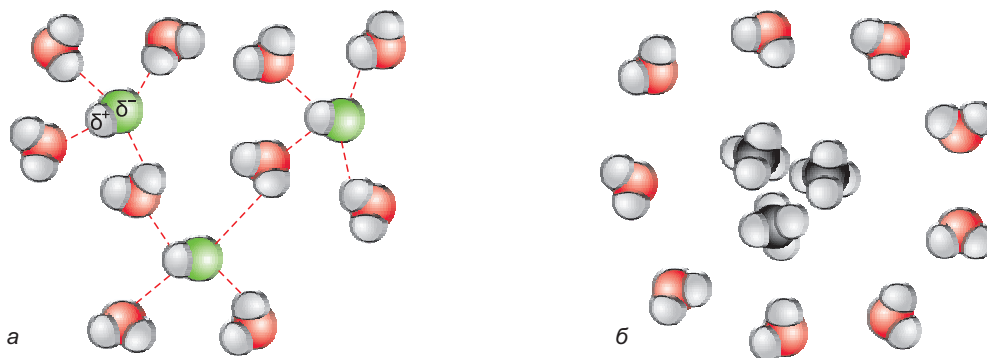


Рис. 4. Образование водородных связей между молекулами воды и гидрофильного вещества (а); отсутствие подобного взаимодействия с гидрофобным веществом (б)

Растворение веществ способствует повышению их реакционной способности, т. к. молекулы или ионы получают возможность более свободно перемещаться и взаимодействовать друг с другом. Большинство химических реакций в живых организмах протекает именно в водных растворах. Таким образом, в качестве растворителя вода является основной средой протекания процессов обмена веществ — **метаболизма**. Кроме того, вода служит средством транспорта растворенных в ней веществ. Эту функцию она выполняет, например, в составе крови, лимфы, тканевой жидкости, мочи и секретов желез животных, в проводящих тканях растений.

Вода является участником многих биохимических процессов, например фотосинтеза. Кислород, выделяющийся в ходе фотосинтеза, образуется

при расщеплении молекул воды. Процессы расщепления сложных органических веществ (белков, полисахаридов, липидов и др.) до более простых соединений являются реакциями *гидролиза*, т. е. протекают при непосредственном участии воды.

Вода практически несжимаема, что важно для поддержания упругости клеток и тканей. Она определяет объем клеток и **тургорное давление** — давление внутреннего содержимого клетки на ее оболочку. Несжимаемость воды позволяет ей выполнять функцию гидроскелета у круглых и кольчатых червей.

Хорошие смазывающие свойства воды способствуют уменьшению трения в различных частях организма (вспомните роль жидкостей, содержащихся в плевральной полости, околосердечной сумке, полостях суставных сумок человека).

Вода обладает *высокой теплоемкостью*. Это значит, что при поглощении или выделении большого количества теплоты температура самой воды изменяется незначительно. Поэтому даже резкие температурные колебания в окружающей среде не приводят к существенному изменению температуры внутри организма.

При переходе жидкой воды в состояние пара происходит разрушение всех водородных связей между ее молекулами, а это требует значительных затрат энергии. Поэтому испарение воды сопровождается охлаждением и используется живыми организмами для защиты от перегрева (потоотделение у млекопитающих, транспирация у растений).

Вода имеет относительно *высокую* для жидкостей *теплопроводность*. Движение воды (циркуляция крови у животных, восходящий и нисходящий ток растворов у растений и т. д.) в сочетании с высокой теплопроводностью способствует равномерному распределению теплоты в организме.

Важнейшие биологические функции воды представлены в таблице 2.

Таблица 2. Основные функции воды в живых организмах

Функция	Пояснение
Структурная	Входит в состав всех клеток, межклеточного вещества, внутренней среды организма, секретов желез и т. д., придает упругость клеткам и тканям, у некоторых животных выполняет функцию гидроскелета
Метаболическая	Является средой протекания и участником биохимических реакций

Продолжение

Функция	Пояснение
Транспортная	Способствует всасыванию растворенных веществ, их перемещению в организме и выведению конечных продуктов обмена веществ
Терморегуляторная	Участвует в регуляции теплового режима организмов

Неорганические (минеральные) соли и кислоты, как и вода, входят в состав всех живых организмов. Их общее содержание в организмах сравнительно невелико и обычно не превышает 1—1,5 %, однако эти вещества выполняют важные биологические функции.

Нерастворимые соли принимают участие в построении различных опорных структур живых организмов, обеспечивая их прочность. Например, карбонат кальция (CaCO_3) является важным компонентом раковин моллюсков, панцирей ракообразных, скорлупы яиц, скелетов коралловых полипов и др. Фосфаты кальция составляют основу межклеточного вещества костной ткани позвоночных животных. Твердость зубной эмали обусловлена наличием минеральных солей, в состав которых входит кальций, магний, фосфор и фтор. Скелет некоторых протистов образован сульфатом стронция (SrSO_4).

Растворимые соли при взаимодействии с водой диссоциируют, поэтому в живых организмах они содержатся в виде ионов. Содержание определенных катионов и анионов внутри клеток, как правило, значительно отличается от их концентрации во внеклеточной среде. Так, в клетках наблюдается достаточно высокая концентрация катионов калия (K^+) и низкая — натрия (Na^+), а во внеклеточной среде — наоборот. Причем содержание K^+ в клетках и Na^+ за их пределами неодинаково. Это приводит к возникновению разности электрических потенциалов между внутренней и наружной сторонами цитоплазматической мембраны, что необходимо для возбуждения клеток, генерации и передачи нервных импульсов.

Запомнить особенность распределения ионов калия и натрия поможет следующая фраза: «Калий идет в Клетку, а Натрий — НАружу».

Некоторые ионы входят в состав ферментов, витаминов и других биологически активных веществ. Например, ион Co^+ — структурный элемент витамина B_{12} , Mg^{2+} — хлорофилла, Fe^{2+} входит в состав гемоглобина и т. д. Катионы Ca^{2+} и Mg^{2+} влияют на активность ряда ферментов и, следовательно, играют важную роль в регуляции обмена веществ. Ионы NO_3^- и NH_4^+ являются источниками атомов азота, ион SO_4^{2-} — атомов

серы, которые необходимы автотрофным организмам для синтеза аминокислот.

Неорганические кислоты также играют важную биологическую роль. Например, соляная кислота (HCl), входящая в состав желудочного сока позвоночных животных, создает в желудке кислую среду. Это способствует уничтожению болезнетворных микроорганизмов и активации ферментов желудочного сока. Остатки фосфорной кислоты входят в состав фосфолипидов, нуклеотидов, АТФ. Фосфорная и угольная кислоты, а также анионы этих кислот участвуют в поддержании определенной кислотности внутри клеток и во внеклеточной среде.

Кислотность среды. Возможность протекания биохимических реакций, их скорость и результат во многом зависят от **кислотности среды**, т. е. от концентрации ионов водорода (H^+). Количественно эту величину выражают при помощи **водородного показателя pH** (пэ-аш).

В водных растворах величина pH обычно принимает значения от 0 до 14. Нейтральная среда характеризуется значением $pH = 7$, в щелочной среде pH больше 7, в кислой — меньше 7. Чем больше величина pH отличается от 7, тем более кислым или щелочным является раствор.

В цитоплазме клеток, как правило, поддерживается нейтральная или слабощелочная среда ($pH = 7,0—7,4$). Вне клеток среда обычно слабощелочная. Например, в плазме крови человека величина pH в норме составляет 7,36—7,44. Однако в разных частях организма, в различных биологических жидкостях этот показатель может сильно варьировать.

В желудке человека реакция среды кислая, а в кишечнике — щелочная. У здоровых людей при нормальном питьевом режиме и сбалансированном питании pH мочи составляет 5—6, но при тяжелой физической работе или употреблении большого количества мясной пищи этот показатель снижается. Молочно-растительная диета, наоборот, приводит к тому, что реакция мочи становится щелочной.



Среди неорганических веществ в составе живых организмов важнейшая роль принадлежит воде. Ее основными биологическими функциями являются структурная, метаболическая, транспортная и терморегуляторная. Минеральные соли и кислоты также играют важную роль в процессах жизнедеятельности организмов. На протекание биохимических реакций влияет концентрация ионов H^+ — кислотность среды.



1. Какие неорганические вещества входят в состав живых организмов?
2. Какие вещества называют гидрофильными? Гидрофобными? Приведите примеры.
3. Охарактеризуйте биологическую роль минеральных солей и кислот.
4. Сколько воды содержится в живых организмах и от чего это зависит? Почему растения при недостатке воды увядают?
5. Как вы думаете, почему большинство полярных веществ хорошо растворяются в воде, а неполярные, как правило, в ней нерастворимы?
6. Какие функции выполняет вода в живых организмах?
- 7*. Как физические и химические свойства воды связаны с ее биологическими функциями?
- 8*. Анионы фосфорной кислоты обеспечивают поддержание относительно постоянной концентрации ионов водорода внутри клеток. Во внеклеточной среде эту функцию выполняют угольная кислота и гидрокарбонат-ион. Почему эти соединения позволяют поддерживать определенную кислотность среды, в то время как азотная и соляная кислоты, а также их анионы, не обладают такими свойствами?



САМОДЕЛЬНЫЙ pH-ИНДИКАТОР



§ 3. Органические вещества. Аминокислоты. Белки

Низкомолекулярные и высокомолекулярные органические вещества. Неотъемлемой составляющей всего живого являются *органические вещества*, название которых происходит от слова «организм». Эти соединения обеспечивают протекание важнейших процессов жизнедеятельности, и жизнь на Земле без их участия невозможна. Органические вещества составляют в среднем 20—30 % массы живых организмов. Их молекулы состоят, главным образом, из атомов углерода, водорода и кислорода. В состав многих биологически важных органических соединений входят и другие элементы. Например, молекулы белков также содержат азот и серу, нуклеиновые кислоты — азот и фосфор.

Низкомолекулярные органические вещества характеризуются сравнительно небольшой молекулярной массой и относительно простым строением. Это аминокислоты, моносахариды, нуклеотиды, карбоновые кислоты, спирты и т. п. Сложные по структуре соединения, молекулярная масса которых составляет от нескольких тысяч до миллионов, называют **высокомолекулярными**. К ним относятся белки, полисахариды и нуклеиновые кислоты. Молекулы этих веществ состоят из множества повторяющихся звеньев — **мономеров**, которые могут быть одинаковыми или различаться по составу. Из курса химии вы знаете, что такие соединения называются **полимерами**. Мономерами белков являются аминокислоты, мономерами полисахаридов — моносахариды, молекулы нуклеиновых кислот построены из нуклеотидов (рис. 5, с. 18).

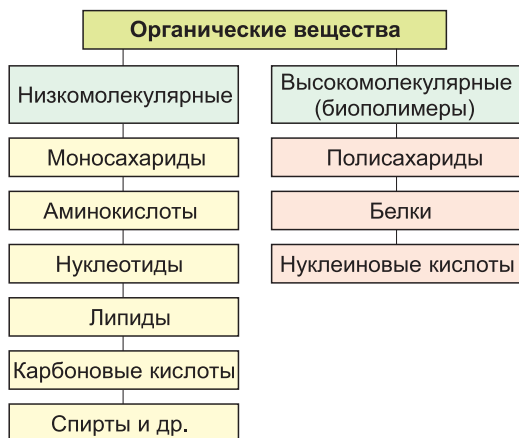


Рис. 5. Органические вещества, входящие в состав живых организмов

деленной группе, у всех живых организмов выполняют сходные функции. При этом наибольшее разнообразие биологических функций характерно для белков.

Аминокислоты — мономеры белковых молекул. Аминокислоты — органические соединения, содержащие одновременно аминогруппу ($-\text{NH}_2$), обладающую основными свойствами, и карбоксильную группу ($-\text{COOH}$), проявляющую кислотные свойства. В составе живых организмов обнаружены сотни аминокислот, но в образовании белков участвует лишь 20 из них. Такие аминокислоты называют *белкообразующими*, их полные и сокращенные названия представлены в таблице 3 (не для запоминания).

Таблица 3. Белкообразующие аминокислоты

Аминокислота	Сокращенное название	Аминокислота	Сокращенное название
Аланин	Ала	Лейцин	Лей
Аргинин	Арг	Лизин	Лиз
Аспарагин	Асп	Метионин	Мет
Аспарагиновая кислота	Асп	Пролин	Про
Валин	Вал	Серин	Сер
Гистидин	Гис	Тирозин	Тир
Глицин	Гли	Треонин	Тре
Глутамин	Глн	Триптофан	Трп
Глутаминовая кислота	Глу	Фенилаланин	Фен
Изолейцин	Иле	Цистеин	Цис

Белки, полисахариды и нуклеиновые кислоты содержатся в клетках всех живых организмов и выполняют исключительно важные биологические функции, поэтому их называют **биологическими полимерами (биополимерами)**.

Из всех групп органических веществ в клетках растений преобладают полисахариды, а в клетках животных — белки. Но несмотря на некоторые различия в количественном соотношении тех или иных органических соединений, вещества, принадлежащие к опре-

В молекулах белокобразующих аминокислот аминогруппа и карбоксильная группа присоединены к одному и тому же атому углерода (т. е. все они являются α -аминокислотами). С этим же атомом углерода связан радикал (R), который у каждой аминокислоты имеет особое строение и определяет ее специфические свойства (рис. 6).

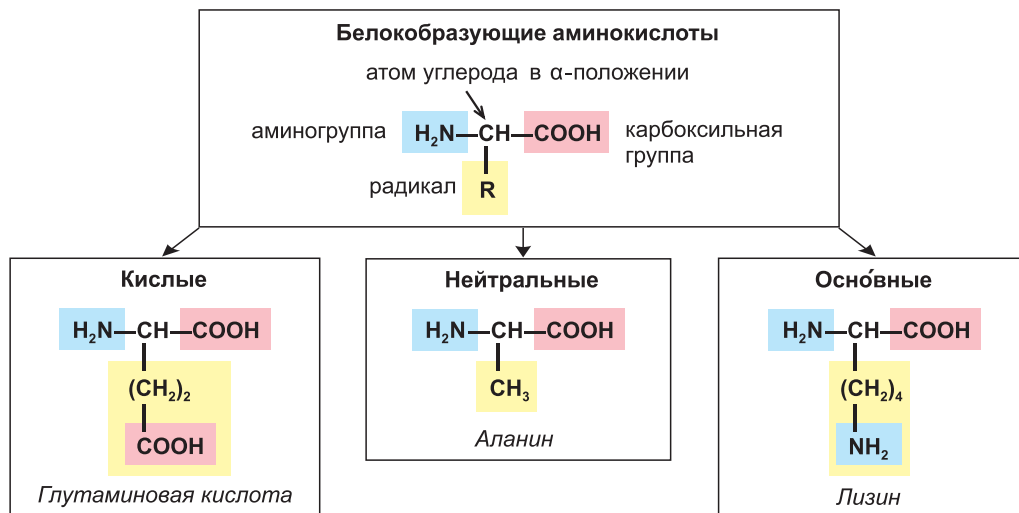


Рис. 6. Строение молекул белокобразующих аминокислот

Радикалы аминокислот могут быть неполярными (гидрофобными) или полярными (гидрофильными), содержать различные функциональные группы. Например, радикал серина содержит гидроксильную группу ($-\text{OH}$), радикал цистеина — серосодержащую группу ($-\text{SH}$). Некоторые аминокислоты имеют циклические радикалы. Все это играет важную роль в формировании пространственной структуры белков.

Молекулы большинства белокобразующих аминокислот содержат одну аминогруппу и одну карбоксильную группу — это *нейтральные* аминокислоты. Некоторые аминокислоты имеют дополнительные амино- или карбоксильные группы в составе радикала. Такие аминокислоты соответственно называются *основными* или *кислыми* (см. рис. 6).

Автотрофные организмы синтезируют все необходимые им аминокислоты из продуктов фотосинтеза и азотсодержащих неорганических соединений. Для гетеротрофных организмов источником аминокислот является пища. В организме человека и животных некоторые аминокислоты могут синтезироваться из продуктов обмена веществ (в первую очередь — из других аминокислот). Такие аминокислоты называются *заменимыми*.

Другие же, так называемые *незаменимые* аминокислоты, не могут быть синтезированы в организме и поэтому должны постоянно поступать в него в составе белков пищи.

Для человека *незаменимыми* аминокислотами являются: триптофан, валин, лизин, изолейцин, треонин, фенилаланин, метионин и лейцин. Запоминать их перечень необязательно, но при желании можете воспользоваться мнемоническими правилами. Например: «Три Подруги — ВАЛЯ, ЛИЗА И ЛЕНКА ТРЕбовали ФЕН и МЕТаллическую ЛЕЙку».

Наличие одновременно аминогруппы и карбоксильной группы обуславливает амфотерность аминокислот и их высокую реакционную способность. Как вы помните из курса химии, карбоксильная группа ($-\text{COOH}$) одной аминокислоты может взаимодействовать с аминогруппой ($-\text{NH}_2$) другой аминокислоты. При этом от карбоксильной группы отщепляется группа $-\text{OH}$, а от аминогруппы — атом водорода. В результате выделяется молекула воды, а между атомом углерода карбоксильной группы и атомом азота аминогруппы возникает ковалентная связь, которая называется *пептидной связью* (рис. 7).

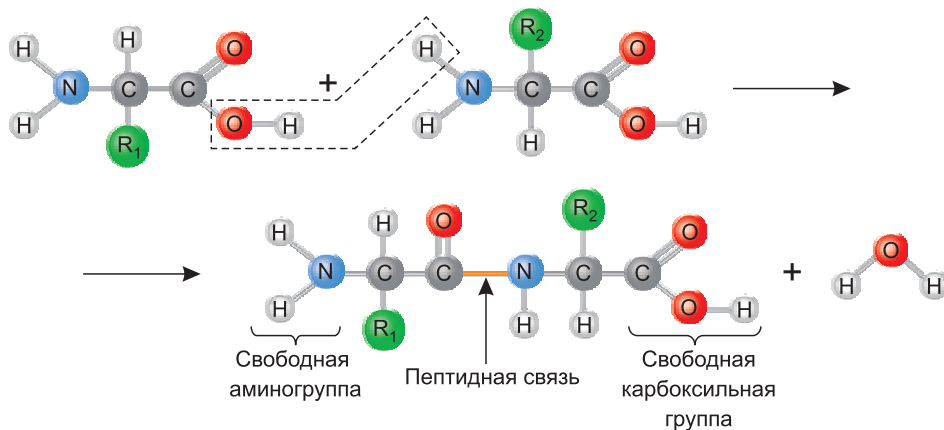


Рис. 7. Синтез дипептида

Так образуется **дипептид**, который имеет на одном конце свободную аминогруппу, а на другом — свободную карбоксильную группу. Благодаря любой из них дипептид может взаимодействовать со следующей аминокислотой, образуя **трипептид** и т. д. Если таким образом соединяется более 10 остатков аминокислот, то образуется **полипептид**.



Белки — это полипептиды, в состав молекул которых входит множество остатков аминокислот (до нескольких тысяч). Белки различаются количеством аминокислотных звеньев, их составом и последовательностью

расположения. При этом каждый белок имеет особый, присущий только ему порядок чередования аминокислот.

Уровни структурной организации белковых молекул. Для того чтобы белок мог выполнять свою биологическую функцию, его молекула должна иметь определенную пространственную конфигурацию. Различают четыре основных уровня организации белковых молекул — первичную, вторичную, третичную и четвертичную структуры (рис. 8).

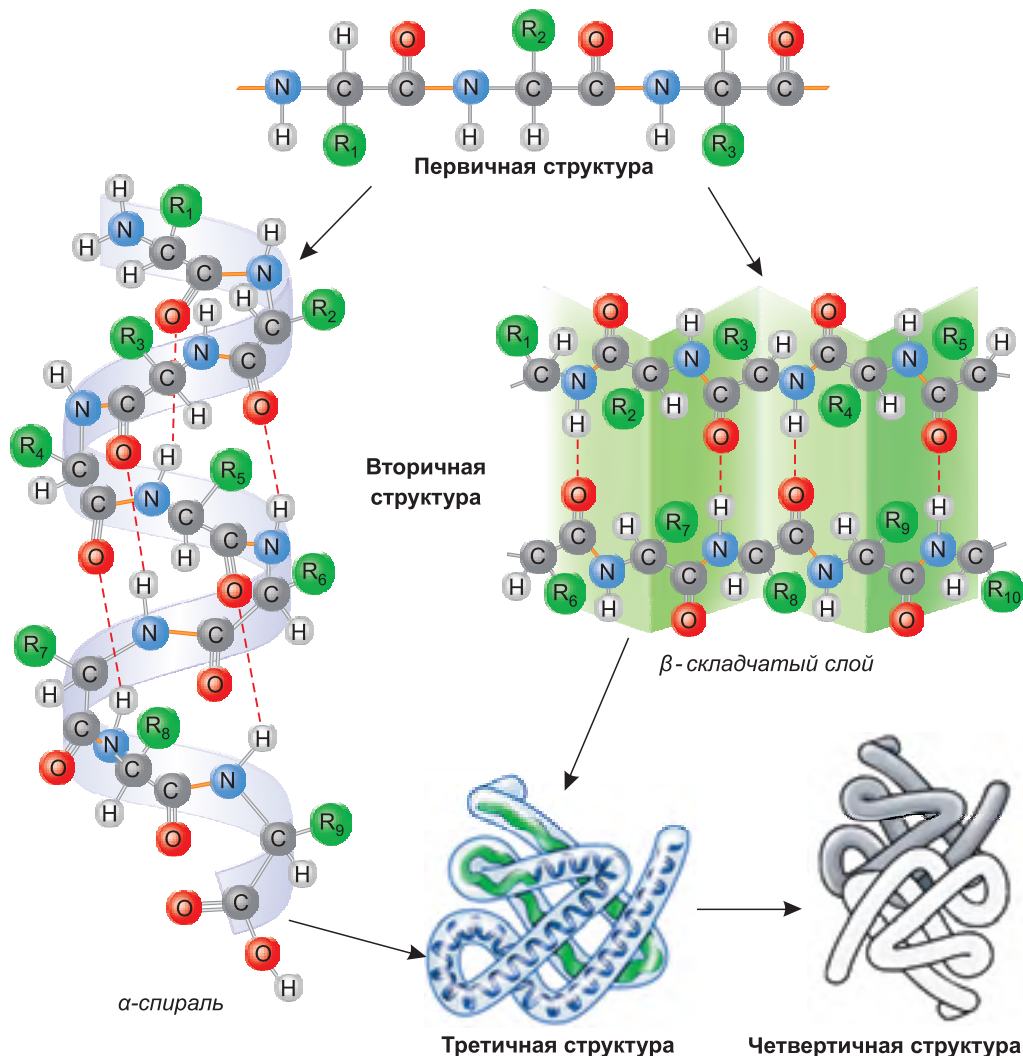


Рис. 8. Уровни структурной организации молекул белков

Первичная структура белка — это строго определенная последовательность аминокислотных остатков в линейной полипептидной цепи. Каждый белок обладает уникальной первичной структурой. Ее существование обусловлено наличием прочных *пептидных* связей между остатками аминокислот. Все последующие, более сложные структуры формируются на основе первичной. Поэтому изменение первичной структуры (например, замена одних аминокислотных остатков на другие) приводит к изменению формы молекулы, свойств и функций белка.

Вторичная структура белка формируется за счет образования многочисленных *водородных* связей между атомами водорода NH-групп и атомами кислорода СО-групп разных аминокислотных остатков. Несмотря на то что эти связи слабее ковалентных, их количество обеспечивает стабильность вторичной структуры.

Чаще всего водородные связи возникают внутри одной полипептидной цепи между близко расположенными остатками аминокислот, что приводит к закручиванию этой цепи в так называемую *α-спираль*.

Иногда водородные связи возникают между относительно удаленными друг от друга участками полипептидной цепи (или нескольких разных цепей). При этом данные участки располагаются параллельно друг другу и складываются наподобие гармошки. Такой тип вторичной структуры получил название *β-складчатый слой* (см. рис. 8).

Лишь некоторые белки имеют вторичную структуру, представленную только *α-спиралью* или *β-складчатым слоем*. Например, полностью *α-спиральную* конфигурацию имеет *кератин* — основной белок волос и ногтей человека, а вторичная структура *фиброина* (белка натурального шелка) представлена исключительно *β-складчатым слоем*. В структуре многих белков одни участки имеют вид *α-спирали*, а другие — *β-складчатого слоя*.

Формирование **третичной структуры** обеспечивают *водородные, ионные* и другие связи, возникающие между разными группами атомов белковой молекулы. В водной среде молекула белка особым образом укладывается в пространстве, приобретая компактную форму. При этом гидрофобные аминокислотные радикалы погружаются внутрь белковой молекулы и притягиваются друг к другу — такое притяжение называется *гидрофобным взаимодействием*. Гидрофильные участки полипептида, наоборот, располагаются на поверхности и взаимодействуют с молекулами воды. У многих белков в образовании третичной структуры участвуют ковалентные *дисульфидные* связи (S—S связи), которые возникают между остатками аминокислоты цистеина (рис. 9). Третичная структура каждого белка имеет особую, неповторимую пространственную конфигурацию.

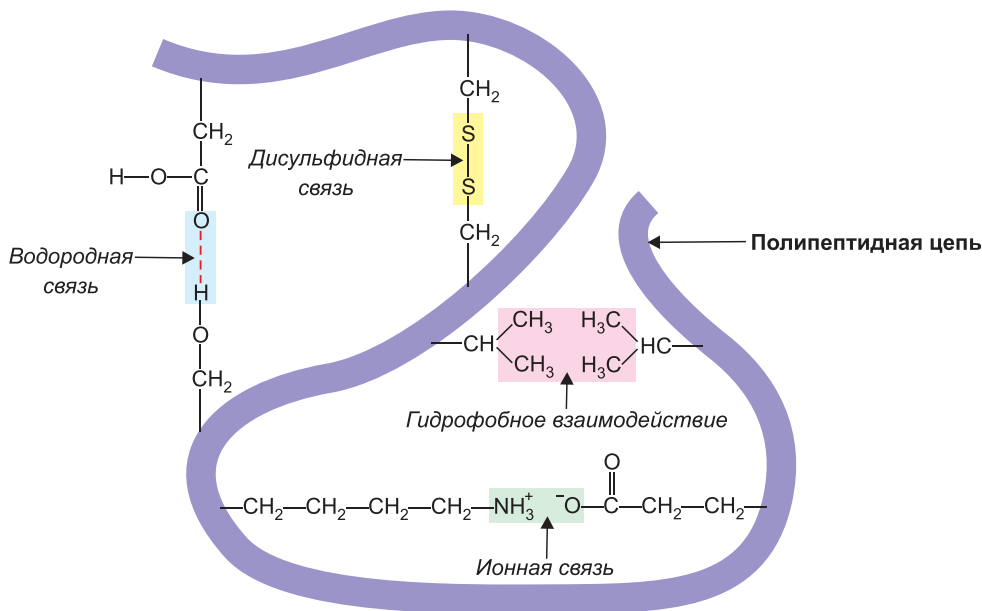


Рис. 9. Связи, стабилизирующие третичную структуру белка

Многие белки способны выполнять свои биологические функции, обладая третичной структурой. Но некоторым белкам для этого необходимо объединение в единый комплекс двух или более молекул, имеющих третичную структуру. Так возникает **четвертичная структура** белка. Молекулы, входящие в ее состав, могут быть одинаковыми или разными. Они удерживаются вместе благодаря различным видам нековалентных связей — водородным, ионным, гидрофобным взаимодействиям и др. В некоторых белках, например иммуноглобулинах, к множеству таких связей добавляются несколько ковалентных *дисульфидных*. Примером белка, имеющего четвертичную структуру, может служить *гемоглобин* (рис. 10).

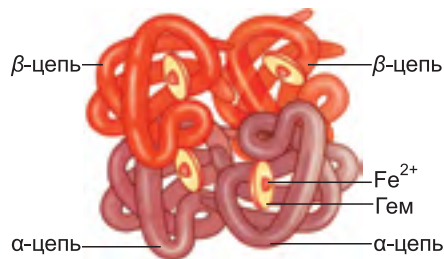


Рис. 10. Четвертичная структура гемоглобина

В состав гемоглобина человека входят четыре полипептидные цепи двух разных типов: две α -цепи (содержащие по 141 аминокислотному остатку) и две β -цепи (по 146 остатков). Каждая цепь формирует специальный гидрофобный карман, в котором располагается компонент небелковой природы — гем. Центральную часть гема занимает ион Fe^{2+} .



Органические вещества живых организмов представлены как низкомолекулярными соединениями, так и высокомолекулярными — биополимерами. Белки — биополимеры, образованные остатками аминокислот. Аминокислоты, соединяясь пептидными связями, образуют полипептидную цепь — первичную структуру белка. На ее основе формируются более сложные пространственные структуры — вторичная, третичная, четвертичная.



1. Какие из представленных веществ являются биологическими полимерами? Какие вещества являются мономерами для построения молекул биополимеров? Аминокислоты, нуклеиновые кислоты, полисахариды, нуклеотиды, белки, моносахариды.
2. Какие функциональные группы характерны для всех аминокислот? Какими свойствами обладают эти группы?
3. Сколько аминокислот участвует в образовании природных белков? Назовите общие черты строения этих аминокислот. Чем они различаются?
4. Как происходит соединение аминокислот в полипептидную цепь?
5. Охарактеризуйте уровни структурной организации белков. Какие химические связи обуславливают существование и стабильность первичной, вторичной, третичной и четвертичной структур белков?
- 6*. Постройте дипептид, имеющий структуру Лиз—Ала, и трипептид Глу—Ала—Лиз. Рассчитайте молекулярные массы этих пептидов. Для выполнения задания используйте структурные формулы аминокислот, показанные на рисунке 6.
- 7*. Для разделения смеси белков на компоненты используется метод электрофореза: в геле определенной плотности под действием электрического поля различные белковые молекулы перемещаются с разными скоростями. В результате этого одинаковые молекулы концентрируются в определенном участке геля. Как вы думаете, почему так происходит?



Биуретовая реакция — качественная реакция на пептидные связи



§ 4. Свойства и функции белков

Многообразие и свойства белков. В зависимости от состава различают простые и сложные белки. Молекулы **простых** белков построены только из аминокислотных остатков. В состав **сложных** белков, кроме того, входит какой-либо компонент неаминокислотной природы. Например, в **гликопротеинах** он представлен углеводом, в **липопротеинах** — липидом и т. д.



По форме молекул выделяют две группы белков — фибриллярные и глобулярные. **Фибриллярными** называют белки, молекулы которых имеют вытянутую, нитевидную форму (рис. 11). Это, например, *коллаген*, *кератин*, *миозин*. Молекулы **глобулярных** белков имеют округлую форму.

К этой группе относятся *альбумины* и *глобулины* крови, *гемоглобин* и др.

Многие белки хорошо растворяются в воде, однако среди них есть и нерастворимые — *кератин*, *фибрин* и др. Известно, что глобулярные белки в основном являются водорастворимыми, а фибриллярные, как правило, в воде не растворяются.

Белки чувствительны к внешним воздействиям: изменение химического состава среды, температуры и других факторов вызывает изменение их структуры и свойств. Действие высоких и низких температур, сильных кислот и щелочей, ионов тяжелых металлов, ультрафиолетового излучения, радиации ведет к разрушению связей, стабилизирующих пространственную конфигурацию белков. Вследствие разрыва водородных, ионных, дисульфидных и других связей белок может последовательно утратить свою четвертичную, третичную и даже вторичную структуру. Процесс нарушения природной структуры белка под влиянием внешних факторов без разрушения его первичной структуры называется **денатурацией** (рис. 12).

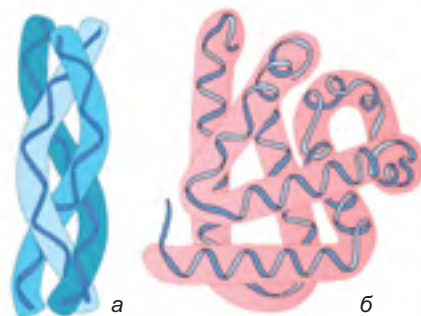


Рис. 11. Строение молекул фибриллярного (а) и глобулярного (б) белков

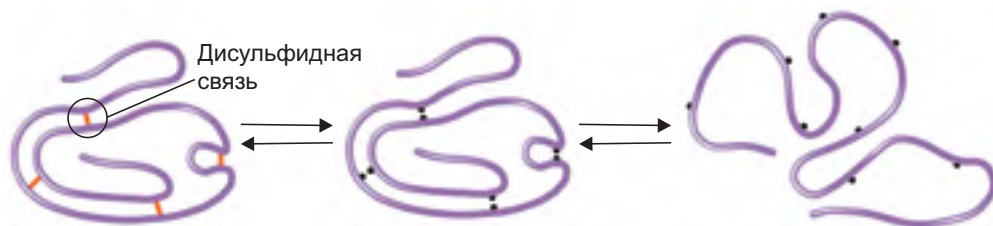


Рис. 12. Денатурация и ренатурация белка

Пространственная структура белка определяет его физико-химические свойства и биологические функции. Поэтому денатурация приводит не только к изменению размеров и формы молекул белка, но и его свойств, например растворимости. Неполярные гидрофобные группы, которые располагались внутри молекулы, оказываются на ее поверхности, и белок становится менее гидрофильным. Важно то, что в результате денатурации белки теряют способность выполнять свои функции.

Степень денатурации белка зависит от силы воздействия на него различных факторов: чем интенсивнее их действие, тем глубже денатурация.



В ряде случаев она становится необратимой. Однако если фактор, вызвавший денатурацию, действовал непродолжительно, то после прекращения его воздействия белок может восстановить свою природную структуру, свойства и функции. Такое явление называется **ренатурацией**. Развернутая полипептидная цепь способна самопроизвольно восстановить вторичную структуру, а затем уложиться в третичную. Это означает, что пространственная конфигурация белка определяется его первичной структурой, т. е. последовательностью аминокислотных остатков. Если же воздействие на белок было слишком жестким и привело к разрыву пептидных связей, возвращение белковой молекулы к исходной структуре становится невозможным.

Функции белков. Белки выполняют разнообразные биологические функции — структурную, транспортную, регуляторную и многие другие. При этом одной из самых важных функций белков в живых организмах является **каталитическая (ферментативная)**.

Из курса химии вы знаете, что вещества, повышающие скорость химических реакций, называются катализаторами. **Ферменты** — это белки, которые выполняют функции биологических катализаторов, т. е. ускоряют протекание химических реакций в живых организмах. Без их участия биохимические процессы происходили бы слишком медленно или не происходили бы вообще. Ферменты осуществляют расщепление и синтез различных соединений, обеспечивая протекание обмена веществ. Практически все процессы жизнедеятельности обусловлены ферментативными реакциями.

Ферменты ускоряют химические реакции за счет тесного взаимодействия с молекулами **субстратов** — исходных реагирующих веществ.

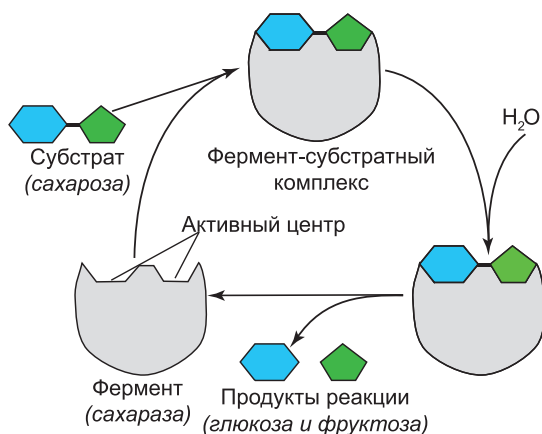


Рис. 13. Схема работы фермента

С субстратом (или субстратами) взаимодействует не вся молекула фермента, а лишь небольшой ее участок — **активный центр**. Чаще всего он образован несколькими аминокислотными остатками. Активный центр каждого фермента имеет особую форму и химическое строение, поэтому с ним могут связываться лишь определенные субстраты (рис. 13).

Присоединение субстрата вызывает небольшие изменения конфигурации активного центра — такие, чтобы максимально соответствовать

субстрату. Функционально активные группы фермента, за счет которых будет протекать реакция, наиболее благоприятным образом располагаются в пространстве. Образно говоря, активный центр подстраивается под субстрат как перчатка, которую надевают на руку.

В результате присоединения к активному центру молекула субстрата особым образом располагается в пространстве, и в ее структуре ослабляются определенные химические связи. Реакционная способность субстрата возрастает. Поэтому, по сравнению с некатализируемой реакцией, ферментативное превращение субстрата в продукт (или продукты) происходит с меньшими затратами энергии и гораздо большей скоростью. Образовавшиеся продукты отделяются от активного центра. После этого он может принимать новые молекулы субстрата.

Сходство ферментов с обычными химическими катализаторами проявляется в том, что и те и другие увеличивают скорость реакции, но при этом не расходуются и могут использоваться многократно.

В отличие от обычных химических катализаторов ферменты обладают *специфичностью*, т. е. каждый фермент ускоряет только одну определенную реакцию или действует только на один тип связи. Эта особенность объясняется соответствием активного центра фермента определенным субстратам. Ферменты работают гораздо быстрее (они ускоряют реакции в миллионы и миллиарды раз, а неорганические катализаторы — в сотни и тысячи раз), поэтому даже в очень малых концентрациях ферменты обеспечивают интенсивное протекание катализируемых реакций.

В ходе некоторых окислительно-восстановительных процессов, протекающих в живых организмах, образуется токсичное для клеток соединение — пероксид водорода (H_2O_2). Без участия катализаторов его расщепление идет очень медленно: $2\text{H}_2\text{O}_2 \rightarrow 2\text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$. Вы знаете, что в лаборатории при проведении этой реакции обычно используют неорганический катализатор, например оксид марганца (MnO_2). В его присутствии разложение H_2O_2 происходит значительно быстрее. В живых организмах под действием фермента *каталазы* этот процесс протекает с удивительно высокой скоростью: одна молекула каталазы расщепляет за 1 с около 200 000 молекул H_2O_2 !

Ферменты являются белками, поэтому активно работают лишь в определенном диапазоне pH, температуры и других факторов. Например, фермент желудочного сока *пепсин* активен только в кислой среде, а ферменты слюны *амилаза* и *мальтаза* — в слабощелочной. В диапазоне 0—40 °C повышение температуры приводит к ускорению ферментативных реакций. Но при дальнейшем увеличении температуры реакции, катализируемые



большинством ферментов, замедляются, а затем вовсе прекращаются. Значительное повышение температуры, изменение кислотности среды и других факторов приводит к денатурации ферментов, в результате чего они теряют способность связываться со своими субстратами.

Кроме каталитической, белки выполняют и другие важные функции (табл. 4).

Таблица 4. Основные функции белков в живых организмах

Функция	Пояснение и примеры
Каталитическая (ферментативная)	Являются биологическими катализаторами — повышают скорость протекания биохимических реакций, обеспечивая расщепление и синтез различных соединений. Например, пищеварительные ферменты <i>липазы</i> ускоряют расщепление липидов, <i>амилаза</i> и <i>мальтаза</i> — углеводов, <i>пепсин</i> и <i>трипсин</i> — белков
Структурная	Входят в состав всех компонентов клеток и различных внеклеточных структур. Например, <i>кератин</i> — основной компонент волос, ногтей, когтей, копыт, рогов, перьев. <i>Эластин</i> входит в состав стенок артерий, связок и др., <i>коллаген</i> — в состав кожи, сухожилий, костной, хрящевой и других тканей
Транспортная	Переносят различные вещества от одних клеток и тканей к другим, обеспечивают их поступление в клетки, выведение из клеток, а также процессы внутриклеточного транспорта. Например, дыхательный пигмент <i>гемоглобин</i> переносит кислород и углекислый газ в крови позвоночных животных, а у многих моллюсков и ряда членистоногих эту функцию выполняет <i>гемоцианин</i>
Сократительная (двигательная)	Принимают участие во всех видах движения, к которым способны клетки и организмы. Например, белки <i>актин</i> и <i>миозин</i> обеспечивают сократимость гладкой и поперечнополосатой мышечных тканей
Регуляторная	Регулируют протекание различных физиологических процессов. Например, гормоны <i>инсулин</i> и <i>глюкагон</i> регулируют уровень глюкозы в крови. Процессы роста и физического развития человека протекают под контролем гормона <i>соматотропина</i>

Продолжение

Функция	Пояснение и примеры
Сигнальная (рецепторная)	Некоторые мембранные белки в ответ на действие определенных химических веществ или раздражителей иной природы изменяют свою конфигурацию. Это приводит к изменению протекания тех или иных внутриклеточных процессов. Таким образом, рецепторные белки обеспечивают прием внешних сигналов и ответные реакции клеток на эти сигналы. Например, зрительные пигменты глаза — <i>родопсин</i> (содержится в палочках) и <i>йодопсины</i> (в колбочках) — обеспечивают восприятие света фоторецепторными клетками, их возбуждение и запуск нервного импульса
Защитная	<i>Тромбопластин</i> , <i>тромбин</i> и <i>фибриноген</i> обеспечивают свертывание крови, защищая организм от кровопотери. <i>Иммуноглобулины (антитела)</i> участвуют в иммунном ответе организма на чужеродные объекты — антигены. <i>Лизоцим</i> , содержащийся в слюне, слезной жидкости и др., обладает антибактериальными свойствами
Токсическая	Токсины, выделяемые многими бактериями (<i>дифтерийный</i> , <i>ботулиновый</i> , <i>столбнячный</i> , <i>холерный</i> и др.), по химической природе являются белками. Действующие вещества в составе ядов змей, некоторых пауков, скорпионов и насекомых также представляют собой белки
Запасающая	Запасаются в качестве источника аминокислот (например, резервные белки, которые откладываются в семенах растений) или обеспечивают запасание других веществ. Так, <i>миоглобин</i> играет важную роль в создании кислородного запаса в мышечных волокнах
Энергетическая	После гидролиза до аминокислот могут подвергаться дальнейшему расщеплению и окислению с высвобождением энергии. При полном окислении 1 г белка выделяется 17,6 кДж энергии. Однако белки используются в качестве источника энергии лишь в крайних случаях, когда истощаются запасы углеводов и жиров



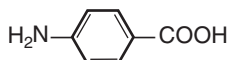
У пауков основу паутины составляет белок спидроин. Секрет паутинных желез выводится наружу в жидком виде. После этого структура спидроина изменяется, и он затвердевает в виде тонких нитей. В их составе участки β -складчатого слоя чередуются с эластичными полипептидными связями. Благодаря этому паутина обладает одновременно высокой прочностью и эластичностью. Она разрывается лишь при растяжении в 5 раз. По прочности паутина сопоставима со сталью, но при этом ее плотность в 6 раз меньше, чем у стали. Если бы паук создал нить длиной в земной экватор, она имела бы массу менее 500 г.



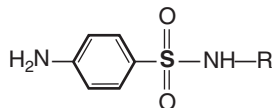
По составу различают простые и сложные белки, в зависимости от формы молекул — фибриллярные и глобулярные. Под воздействием ряда факторов белки могут денатурировать — утрачивать свою природную структуру, что ведет к потере биологической активности. В живых организмах белки выполняют исключительно важные функции: каталитическую (ферментативную), структурную, транспортную, сократительную, регуляторную, сигнальную, защитную и др.



1. Чем простые белки отличаются от сложных? Фибриллярные от глобулярных? Приведите примеры фибриллярных и глобулярных белков.
2. Как называется процесс нарушения природной структуры белка, при котором сохраняется его первичная структура? Действие каких факторов может приводить к нарушению структуры белковых молекул?
3. Назовите основные биологические функции белков, приведите соответствующие примеры.
4. Что представляют собой ферменты? Опишите механизм работы фермента.
5. В чем заключается специфичность ферментов? Какова ее причина? Почему ферменты активно функционируют лишь в определенном диапазоне температуры, pH и других факторов?
- 6*. Почему белки, как правило, используются в качестве источников энергии лишь в крайних случаях, когда в клетках исчерпаны запасы углеводов и жиров?
- 7*. У многих бактерий в процессах синтеза веществ, необходимых для нормальной жизнедеятельности и размножения, участвует парааминобензойная кислота (ПАБК). В то же время в медицине для лечения ряда бактериальных инфекций используются сульфаниламиды — вещества, по структуре сходные с ПАБК. Как вы думаете, на чем основано лечебное действие сульфаниламидов?



ПАБК



Общая формула сульфаниламидов



НАБЛЮДЕНИЕ ДЕНАТУРАЦИИ БЕЛКА



§ 5. Углеводы

Углеводы — органические соединения, состав которых, как правило, можно выразить формулой $C_n(H_2O)_m$, где n и m равны трем и более. Таким образом, соотношение атомов водорода и кислорода в молекулах большинства углеводов такое же, как и в воде (2 : 1), что и отражено в названии этих веществ. Однако известны углеводы, состав которых не соответствует приведенной формуле.

Основные группы углеводов. Самыми простыми по структуре углеводами являются **моносахариды**. Все они представляют собой низкомолекулярные соединения, которые хорошо растворяются в воде и обладают сладким вкусом. Количество атомов углерода в молекулах моносахаридов варьирует от 3 до 9. Наиболее распространены в природе пятиуглеродные моносахариды (C_5) — **пентозы** и шестиуглеродные (C_6) — **гексозы**.

Из пентоз самое важное биологическое значение имеют дезоксирибоза и рибоза (рис. 14). **Дезоксирибоза** входит в состав нуклеотидов ДНК (дезоксирибонуклеиновой кислоты). **Рибоза** является компонентом нуклеотидов РНК (рибонуклеиновой кислоты) и АТФ.

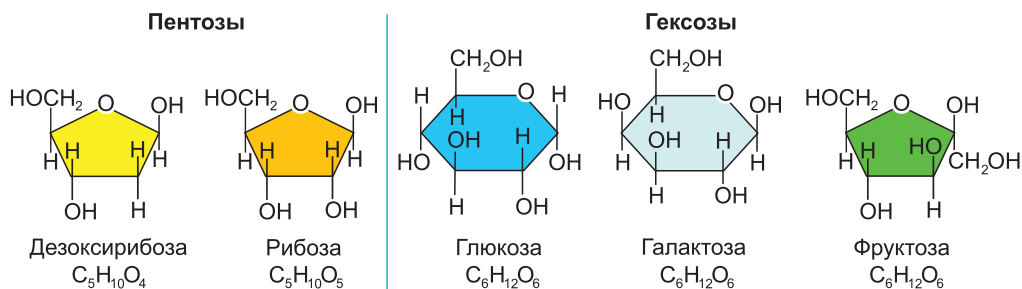


Рис. 14. Структурные формулы важнейших моносахаридов

Для живых организмов наиболее важными гексозами являются глюкоза, галактоза и фруктоза (см. рис. 14). Они имеют общую формулу $C_6H_{12}O_6$, но различаются структурой молекул, т. е. являются изомерами.

Глюкоза — основной продукт фотосинтеза и главный источник энергии для клеток. В живых организмах она содержится как в виде собственно моносахарида, так и в составе углеводов более сложного строения — дисахаридов и полисахаридов. Много глюкозы присутствует в ягодах, фруктах, мёде. В крови человека ее содержание в норме составляет около 0,1 %, этот уровень поддерживается гормонами (вспомните какими).



Сладкие плоды растений и мёд богаты не только глюкозой, но и **фруктозой**. В зрелых арбузах, яблоках, грушах ее содержится примерно в 2 раза больше, чем глюкозы. Среди всех моносахаридов фруктоза обладает самым сладким вкусом. В клетках она находится как в свободном виде, так и в составе ди- и полисахаридов. **Галактоза** также входит в состав некоторых ди- и полисахаридов.

Дисахаридами называют углеводы, молекулы которых образованы двумя остатками моносахаридов. Соединение моносахаридов происходит при помощи их гидроксильных групп. При этом выделяется молекула воды, и между моносахаридными остатками возникает ковалентная связь.

Дисахариды, так же как и моносахариды, легко растворимы в воде и имеют сладкий вкус. К числу самых распространенных дисахаридов относятся мальтоза, лактоза и сахароза (рис. 15).

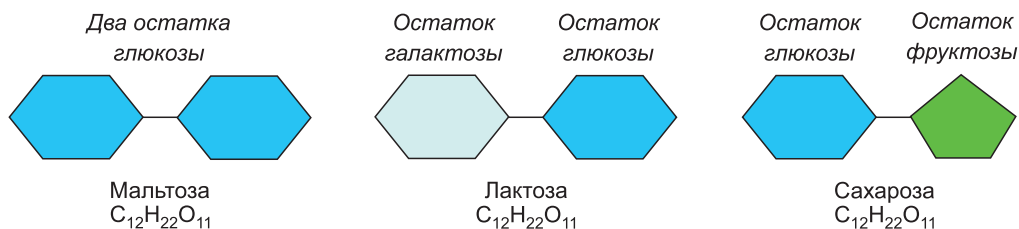


Рис. 15. Схемы строения молекул дисахаридов

Мальтоза (солодовый сахар) является промежуточным продуктом ферментативного расщепления крахмала и гликогена в пищеварительной системе животных. Далее фермент *мальтаза* расщепляет ее до глюкозы. Гидролиз крахмала происходит и при прорастании семян растений. Особенно богаты мальтозой прорастающие зерна злаков (солод). **Лактоза** (молочный сахар) — важный компонент молока. Она является главным источником энергии для детенышей млекопитающих. **Сахароза** (тростниковый сахар) наиболее распространена в растениях. Она служит транспортной формой продуктов фотосинтеза и может накапливаться как запасное питательное вещество. Этот дисахарид в больших количествах содержится в побегах сахарного тростника и корнеплодах сахарной свеклы.

Полисахариды — биополимеры, молекулы которых состоят из большого количества (до десятков и даже сотен тысяч) моносахаридных остатков. В состав полисахарида могут входить остатки одного или разных моносахаридов. Полисахариды различаются не только составом, но и длиной полимерных цепей. Кроме того, их молекулы могут иметь *линейную* или *разветвленную* структуру.

С увеличением числа мономерных звеньев уменьшается растворимость углеводов и исчезает их сладкий вкус. Поэтому полисахариды не обладают сладким вкусом и практически нерастворимы в воде. В живой природе наиболее важную роль играют такие полисахариды, как крахмал, гликоген, целлюлоза и хитин.

Крахмал представляет собой смесь полисахаридов. Примерно на 80 % (по массе) он состоит из разветвленного *амилопектина* и на 20 % из *амилозы*, имеющей линейную структуру (рис. 16). Оба этих полисахарида образованы остатками *глюкозы*. Крахмал откладывается в клетках растений и некоторых водорослей в качестве запасного (резервного) питательного вещества. Большое количество крахмала запасается в клубнях, плодах и семенах. Зерна злаков (риса, пшеницы, кукурузы и др.) могут содержать до 80 % крахмала, в клубнях картофеля его массовая доля достигает 25 %.

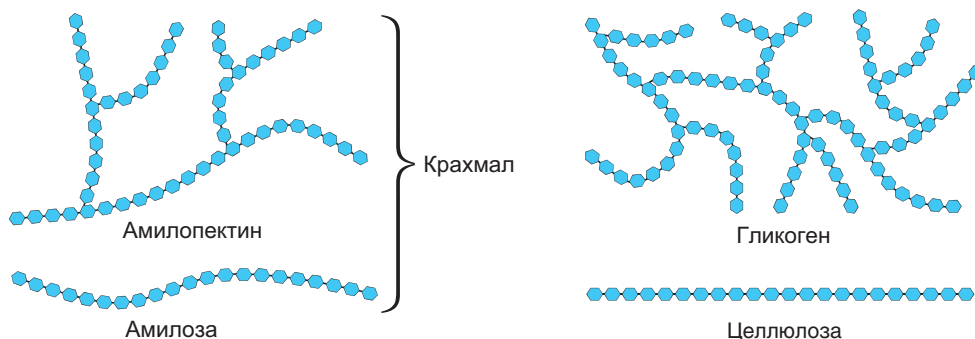


Рис. 16. Схемы строения молекул полисахаридов: ● — остаток молекулы глюкозы

Резервным полисахаридом животных и грибов является **гликоген**. У животных он откладывается преимущественно в клетках печени и мышцах. Гликоген, так же как амилоза и амилопектин, состоит из остатков *глюкозы*. Однако молекулы гликогена разветвлены сильнее, чем молекулы амилопектина (см. рис. 16).

Целлюлоза (клетчатка) — основной структурный компонент клеточных стенок растений и ряда водорослей. Она обладает высокой прочностью, не растворяется ни в воде, ни в органических растворителях. Много клетчатки содержится в древесине, а в волокнах хлопчатника ее массовая доля достигает 95 %. Целлюлоза представляет собой линейный полимер, цепи которого построены из остатков *глюкозы* (см. рис. 16).

Таким образом, амилопектин, амилоза, гликоген и целлюлоза являются полимерами глюкозы. Общую формулу этих полисахаридов

можно записать в виде $(C_6H_{10}O_5)_n$, где n — количество мономерных звеньев.

Полисахарид **хитин** не соответствует этой формуле, т. к. в его состав, кроме углерода, водорода и кислорода, входит азот. Это прочный полисахарид линейной структуры. Хитин является важным компонентом кутикулы членистоногих и клеточных стенок многих грибов.

Углеводы способны образовывать соединения с другими органическими веществами, например с белками — *гликопротеины*, с липидами — *гликолипиды* и т. п.

Функции углеводов. При рассмотрении основных групп углеводов вы познакомились с важнейшими функциями, которые выполняют эти вещества в живой природе. Более подробная и систематизированная информация о биологической роли углеводов представлена в таблице 5.

Таблица 5. Основные функции углеводов в живых организмах

Функция	Пояснение и примеры
Энергетическая	Под действием ферментов способны расщепляться и окисляться с высвобождением энергии. Эти процессы могут происходить как с использованием кислорода (O_2), так и без его участия. Главным источником энергии для клеток является <i>глюкоза</i> . При полном окислении 1 г углеводов до воды и углекислого газа выделяется 17,6 кДж энергии
Запасаящая	Некоторые полисахариды и дисахариды (например, <i>сахароза</i>) могут накапливаться в организме в качестве запасных питательных веществ. У растений основным резервным углеводом является <i>крахмал</i> , у животных и грибов — <i>гликоген</i> . При необходимости эти полисахариды расщепляются до глюкозы — основного источника энергии
Структурная	Принимают участие в построении различных клеточных и внеклеточных структур. Так, <i>хитин</i> входит в состав наружного покрова членистоногих и клеточной стенки грибов. <i>Целлюлоза</i> — основной компонент клеточной стенки растений
Метаболическая	Обеспечивают протекание процессов обмена веществ, служат основой для синтеза других соединений. Так, моносахариды и их производные необходимы для синтеза целого ряда органических веществ: ди- и полисахаридов, нуклеотидов, некоторых спиртов и др. Соединения, которые образуются в ходе расщепления моносахаридов, используются для образования молекул карбоновых кислот, аминокислот и т. д.



Состав большинства углеводов можно выразить формулой $C_n(H_2O)_m$. Выделяют три группы углеводов: моносахариды, дисахариды и полисахариды. Самое простое строение имеют моносахариды. В состав молекул дисахаридов входит два остатка моносахаридов, в состав полисахаридов — множество. Главными функциями углеводов являются энергетическая, запасаящая, структурная и метаболическая.



1. Какие из перечисленных веществ относятся к моносахаридам? Дисахаридам? Полисахаридам?

Лактоза, гликоген, мальтоза, глюкоза, рибоза, хитин, целлюлоза, фруктоза, сахароза.

2. Какие биологические функции выполняют моносахариды? Дисахариды? Приведите примеры.

3. Чем обусловлено разнообразие дисахаридов и полисахаридов?

4. Как меняется вкус углеводов и их растворимость в воде с увеличением молекулярной массы?

5*. Сравните по различным признакам крахмал, целлюлозу и гликоген. В чем проявляется их сходство? В чем заключаются различия?

6*. Крахмал в клетках растений и гликоген в клетках животных выполняют одну и ту же функцию — запасную. Основным компонентом крахмала — разветвленный полисахарид амилопектин. Гликоген подобен амилопектину, однако имеет меньшую молекулярную массу и более разветвленную структуру. Каково биологическое значение указанных особенностей гликогена?



ОБНАРУЖЕНИЕ КРАХМАЛА С ПОМОЩЬЮ ЙОДА
ВЫЯВЛЕНИЕ АКТИВНОСТИ АМИЛАЗЫ В СЛЮНЕ



§ 6. Липиды

Липиды — разнообразные по структуре органические вещества, которые хорошо растворяются в неполярных растворителях (бензине, хлороформе и др.), но нерастворимы или мало растворимы в воде. К этой группе соединений относятся жиры и жироподобные вещества. Молекулы большинства липидов неполярны, что и обуславливает их гидрофобность.

Массовая доля липидов в различных тканях и органах неодинакова. У животных высокое содержание жиров и жироподобных веществ наблюдается в подкожной клетчатке, желтом костном мозге, нервной ткани, молоке млекопитающих. Наиболее богаты липидами клетки жировой ткани. У растений липиды запасаются преимущественно в плодах и семенах. Большое количество жиров содержится в семенах подсолнечника, льна, рапса, плодах оливкового дерева и др.

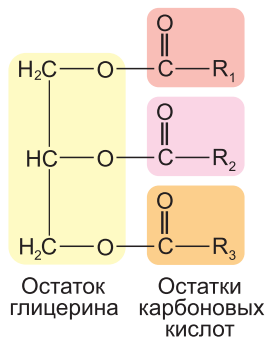


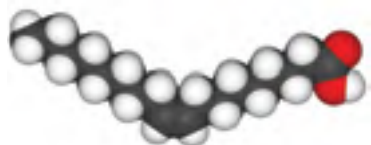
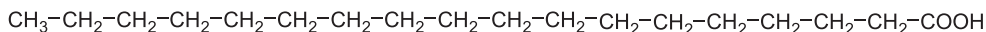
Рис. 17. Строение молекулы триглицерида

Основные группы липидов. Известно несколько групп липидов: жиры, фосфолипиды, стероиды и др. Самая широко распространенная группа липидов — это **жиры (триглицериды)**. Из курса химии 10-го класса вам известно, что их молекулы состоят из остатка трехатомного спирта глицерина и трех остатков карбоновых кислот (рис. 17). В образовании жиров участвуют преимущественно высшие карбоновые кислоты, которые также называют *жирными кислотами*.

Карбоновые кислоты в составе триглицерида могут быть одинаковыми или разными. Как вы знаете, карбоновые кислоты бывают насыщенными или ненасыщенными (вспомните, в чем заключается отличие между ними). Из насыщенных карбоновых кислот в состав жиров чаще всего входят *пальмитиновая* и *стеариновая*, а из ненасыщенных — *олеиновая*, *линолевая* и *линоленовая* (рис. 18).



Стеариновая кислота ($C_{17}H_{35}COOH$)



Олеиновая кислота ($C_{17}H_{33}COOH$)

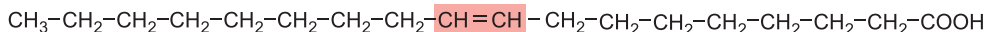


Рис. 18. Строение молекул стеариновой и олеиновой кислот

Температура плавления жиров зависит от длины углеродных цепей и количества двойных связей в остатках карбоновых кислот. Жиры с короткими и (или) ненасыщенными цепями имеют сравнительно низкую температуру плавления и при комнатной температуре являются жидкими. Для триглицеридов с длинными и насыщенными цепями характерна более высокая температура плавления. При комнатной температуре такие жиры имеют твердую консистенцию.

У животных, обитающих в холодном климате, жиры обычно содержат больше остатков ненасыщенных кислот, чем у обитателей умеренных и

тропических широт. Поэтому их жир даже при низких температурах остается жидким, а тело сохраняет гибкость.

Интересно, что в составе жиров, синтезирующихся в организме человека, около 70 % остатков карбоновых кислот представлено ненасыщенной олеиновой кислотой. Поэтому человеческий жир плавится при 15 °С и при температуре тела человека является жидким. Для сравнения: содержание ненасыщенных жирных кислот в говяжьем жире составляет только 43—47 % (из них 41 % олеиновой) и его температура плавления — около 45 °С.

Фосфолипиды по строению сходны с триглицеридами, но в их молекулах один остаток карбоновой кислоты замещен радикалом, содержащим остаток фосфорной кислоты.

Молекула фосфолипида состоит из двух частей, различных по растворимости в воде: полярной гидрофильной головки и гидрофобных хвостов — неполярных углеводородных цепей карбоновых кислот (рис. 19). Двойственная природа фосфолипидов обуславливает особую ориентацию их молекул в водной среде. Гидрофильные головки фосфолипидов взаимодействуют с молекулами воды, а гидрофобные хвосты притягиваются друг к другу (вспомните гидрофобные взаимодействия в молекулах белков). При этом фосфолипиды образуют *двойной слой (бислой)*, в котором их неполярные хвосты погружены внутрь и защищены от контакта с водой, а полярные головки, наоборот, обращены к воде (см. рис. 19). Такая ориентация молекул играет ключевую роль в формировании структуры биологических мембран, в составе которых фосфолипиды являются важнейшим компонентом.

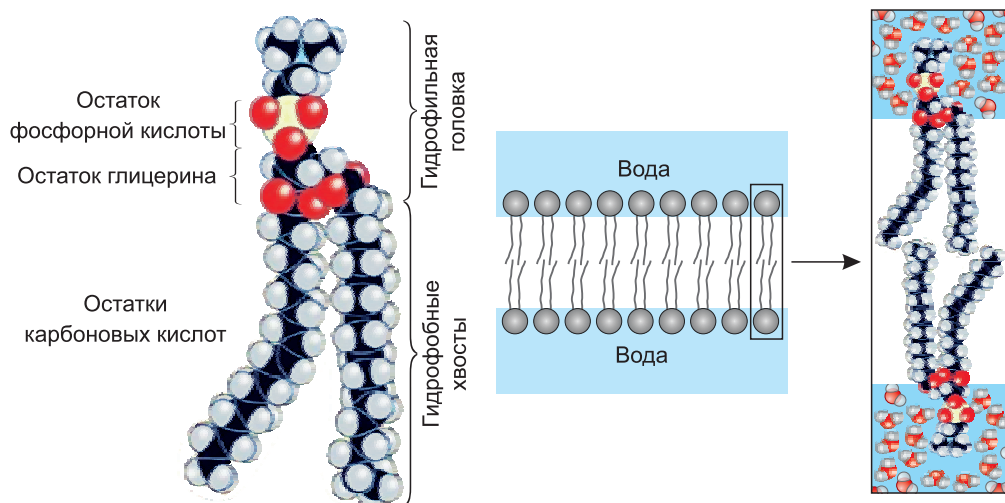


Рис. 19. Строение молекул фосфолипидов и их ориентация в воде

Еще одной группой липидов являются **стероиды**. Их молекулы имеют сложную структуру и не содержат остатков жирных кислот. Стероидами являются гормоны коры надпочечников — *кортикостероиды*, мужские и женские *половые гормоны*, *желчные кислоты* (важнейшие компоненты желчи), *витамин D* и др.

Важную роль в организме человека и животных играет *холестерин*. Он необходим для синтеза стероидных гормонов, желчных кислот, витамина D. Кроме того, холестерин входит в состав биологических мембран, обеспечивает их стабильность и регулирует проницаемость.

Однако повышенное содержание холестерина в организме может вызвать развитие ряда заболеваний, в частности сердечно-сосудистых. Холестерин может откладываться на внутренних стенках кровеносных сосудов, из-за чего их просвет сужается. Это ведет к нарушению кровоснабжения тканей и органов, в первую очередь сердечной мышцы, повышается риск инфаркта миокарда, инсульта, других осложнений. К факторам, повышающим уровень холестерина, относятся: курение, недостаточная физическая активность, неправильное питание (переедание, избыток жиров в пище) и др.

Как вы знаете, липиды могут образовывать сложные соединения с белками — *липопротеины*, углеводами — *гликолипиды* и т. д.

Функции липидов. В живой природе липиды выполняют разнообразные функции. Информация о важнейших из них приведена в таблице 6.

Таблица 6. Основные функции липидов в живых организмах

Функция	Пояснение и примеры
Энергетическая	При полном окислении 1 г <i>жиров</i> высвобождается около 39 кДж энергии. Это намного больше в сравнении с окислением такого же количества углеводов. Конечные продукты расщепления жиров — углекислый газ и вода
Источники метаболической воды	Окисление 1 г <i>жира</i> сопровождается выделением 1,05–1,1 г воды. Эта вода не поступает в организм извне, а образуется в ходе обмена веществ (метаболизма), поэтому ее называют метаболической. Жировые запасы позволяют некоторым животным сравнительно долгое время обходиться без воды. Например, верблюды выдерживают без нее 10–12 сут, а медведи, сурки и другие животные во время зимней спячки — более двух месяцев

Продолжение

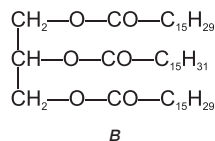
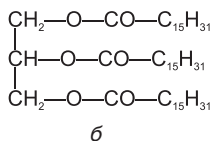
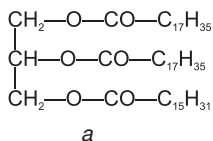
Функция	Пояснение и примеры
Запасающая	<i>Жиры</i> откладываются про запас в различных тканях и органах, являясь резервным источником энергии для организма. Запасать жиры выгоднее, чем углеводы, т. к. их энергетическая ценность выше
Структурная	Двойной слой <i>фосфолипидов</i> является основой строения всех биологических мембран (цитоплазматической мембраны клеток, мембран органоидов). В состав мембран входят и другие липиды — <i>холестерин</i> , <i>липопротеины</i> , <i>гликолипиды</i> и т. д. <i>Миелин</i> , формирующий оболочку многих нервных волокон, обеспечивает быстрое проведение нервных импульсов
Защитная	<i>Жиры</i> накапливаются под кожей и между органами, предохраняя их от механических повреждений. Например, жировая ткань, выстилающая глазницы, защищает глазные яблоки от сотрясений и деформации. Благодаря низкой теплопроводности жир является хорошим теплоизолятором, предохраняющим организм от перепадов температуры. По этой причине у животных, обитающих в холодных регионах, хорошо развита подкожная жировая клетчатка. Липиды обладают водоотталкивающими свойствами. Входя в состав кутикулы растений, покровов тела и секретов кожных желез животных, они обеспечивают защиту от потери воды, и наоборот, от ее избыточного поступления в организм
Регуляторная	<i>Стероидные гормоны</i> регулируют обмен веществ, размножение и развитие организмов. <i>Витамин D</i> влияет на обмен кальция и фосфора. <i>Желчные кислоты</i> обеспечивают эмульгирование жиров пищи и всасывание продуктов их расщепления



К липидам относятся жиры и жироподобные вещества — фосфолипиды, стероиды и др. Это преимущественно гидрофобные соединения, разнообразные по химическому строению. Липиды выполняют различные функции: энергетическую, запасающую, структурную, защитную, регуляторную и др.



1. Что представляют собой липиды? К какой группе относится большинство липидов — к гидрофильным или к гидрофобным веществам?
2. В каких тканях и органах растений и животных содержится больше всего липидов?
3. Перечислите известные вам группы липидов. Какие основные биологические функции характерны для каждой группы?
4. Почему при комнатной температуре одни жиры твердые, а другие имеют жидкую консистенцию? Приведите примеры твердых и жидких жиров.
- 5*. Сравните состав молекул жиров (а—в) и расположите эти вещества по возрастанию их температуры плавления.



- 6*. Многие животные, обитающие в условиях холодного климата, имеют толстую подкожную жировую клетчатку. Некоторые обитатели степей и пустынь также усиленно запасают подкожный жир. Какие функции выполняют жиры в организме этих животных?
- 7*. Содержание запасных углеводов в клетках растений может достигать 90 % сухой массы. В организме животных основные запасы хранятся в виде жиров. Чем это можно объяснить?

§ 7. Нуклеиновые кислоты. Строение и функции ДНК

Для каждого вида живых организмов характерны свои отличительные особенности. Более того, различия существуют и между особями одного вида, поскольку каждая из них обладает уникальным сочетанием признаков. При этом каждый организм способен передавать свои признаки потомкам по наследству.

Известно, что признаки и свойства организма определяются, прежде всего, белками, которые синтезируются в его клетках. Поэтому информацию о первичной структуре белков называют **наследственной** или **генетической**. Установлено, что данная информация содержится в молекулах нуклеиновых кислот. Эти биополимеры также обеспечивают синтез белков, т. е. реализацию наследственной информации и ее передачу последующим поколениям при размножении.

Таким образом, нуклеиновые кислоты выполняют особые функции, не характерные для других химических соединений. **Нуклеиновые кислоты** — это биологические полимеры, обеспечивающие хранение, реализацию и передачу наследственной информации.

Нуклеиновые кислоты были открыты в 1869 г. швейцарским биологом Ф. Мишером (фамилия приведена не для запоминания) в ядрах лейкоцитов человека. От латинского слова *nucleus* — ядро и происходит название этих соединений. Нуклеиновые кислоты содержатся в клетках всех живых организмов, причем не только в ядре, но и в цитоплазме, в составе некоторых органоидов.

Строение нуклеотидов и образование полинуклеотидной цепи. Мономерами нуклеиновых кислот являются **нуклеотиды**. Каждый из них состоит из трех компонентов: азотистого основания, пятиуглеродного моносахарида (пентозы) и остатка фосфорной кислоты. Центральное положение в структуре нуклеотида занимает пентоза. Азотистое основание и остаток фосфорной кислоты присоединены к ней ковалентными связями (рис. 20).

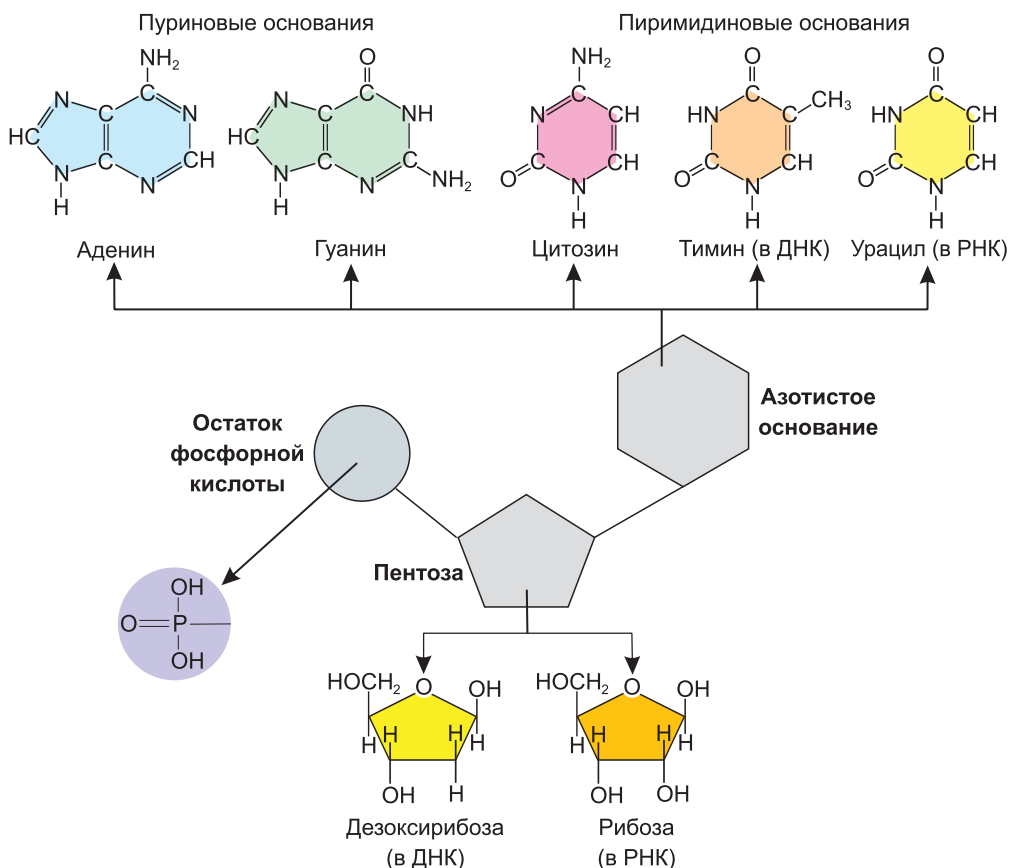


Рис. 20. Схема строения нуклеотида

В состав нуклеотида может входить одно из пяти азотистых оснований: *аденин, гуанин, цитозин, тимин* или *урацил*. Аденин и гуанин относятся к *пуриновым* основаниям, а цитозин, тимин и урацил — к *пиримидиновым*.

Название нуклеотида зависит от того, какое азотистое основание входит в его структуру. Так, существуют *адениловые, гуаниловые, цитидиловые, тимидиловые* и *уридилиловые* нуклеотиды. Для удобства азотистые основания и соответствующие им нуклеотиды обычно записывают сокращенно: А, Г, Ц, Т, У.

Известны два типа нуклеиновых кислот — **дезоксирибонуклеиновые (ДНК)** и **рибонуклеиновые (РНК)**. Они различаются функциями, размером и формой молекул, а также особенностями строения нуклеотидов.

Нуклеотиды ДНК содержат остаток дезоксирибозы, а нуклеотиды РНК — рибозы. Отсюда и названия — дезоксирибонуклеиновые и рибонуклеиновые кислоты. Кроме того, азотистое основание тимин (Т) может входить только в состав нуклеотидов ДНК, а урацил (У) встречается лишь в нуклеотидах РНК. Следовательно, молекулы ДНК, так же как и РНК, содержат по четыре типа нуклеотидов.

Нуклеиновые кислоты — самые крупные из молекул, присущих живым организмам. Количество нуклеотидов в составе этих полимеров может достигать сотен миллионов. Соединение нуклеотидов в полинуклеотидную цепь происходит за счет образования ковалентных связей между остатком пентозы одного нуклеотида и остатком фосфорной кислоты другого нуклеотида (рис. 21).

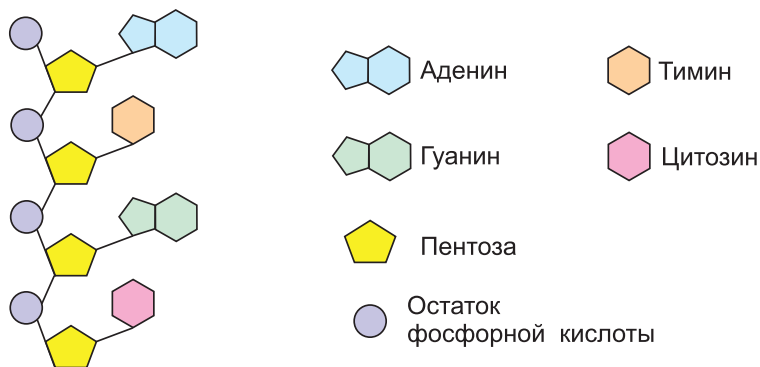


Рис. 21. Схема строения полинуклеотидной цепи

Строение ДНК. В состав молекулы ДНК входят две полинуклеотидные цепи. Они соединены между собой множеством *водородных* связей, возникающих между азотистыми основаниями нуклеотидов противоположных

цепей. Между *аденином* и *тимин*ом формируются две водородные связи, а между *гуанином* и *цитозином* — три (рис. 22). Таким образом, нуклеотиды, входящие в состав двух разных цепей ДНК, взаимно дополняют друг друга, образуя строгие пары: **А—Т** и **Г—Ц**. Обратите внимание, что в каждой паре одно из азотистых оснований — пуриновое, а другое — пиримидиновое.

Такое соответствие парных нуклеотидов называется **комплементарностью**. Поэтому говорят, что цепи ДНК комплементарны, т. е. последовательность нуклеотидов в одной цепи определяет порядок их следования в другой. Например, если одна цепь содержит последовательность ГАЦАТЦ, то по принципу комплементарности порядок расположения нуклеотидов в другой цепи будет следующим: ЦТГТАГ.

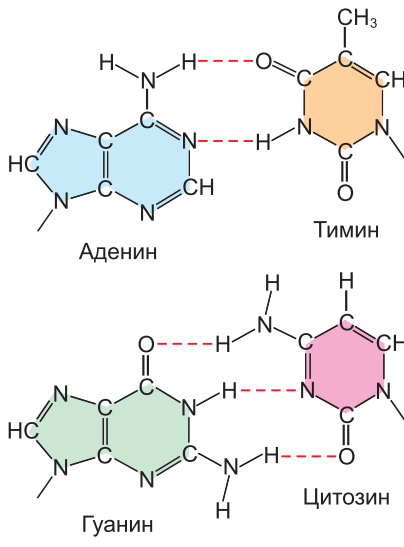


Рис. 22. Водородные связи между комплементарными парами азотистых оснований

Для запоминания комплементарных нуклеотидов можно использовать мнемоническое правило «вАТт и ГерЦ» либо ассоциации. Например: «Агрессивный Тигр и Глупый Цыпленок» или «Апельсин на Тарелке, Цапля в Гнезде». Слово «пурГА» напоминает о том, что к пуриновым основаниям относятся гуанин (Г) и аденин (А). Следовательно, остальные азотистые основания являются пиримидиновыми.

Для молекулы ДНК характерна особая пространственная структура. Ее полинуклеотидные цепи обвивают друг друга, формируя *двойную спираль* диаметром около 2 нм (рис. 23, с. 44). Один виток спирали имеет длину 3,4 нм и содержит 10 пар нуклеотидов. Следовательно, линейная длина одной нуклеотидной пары составляет 0,34 нм. Чередующиеся остатки дезоксирибозы и фосфорной кислоты располагаются на периферии молекулы ДНК, а азотистые основания находятся внутри спирали.

Нуклеотидный состав ДНК впервые количественно проанализировал американский биохимик Э. Чаргафф в 1950 г. Им были обнаружены закономерности соотношения нуклеотидов в двухцепочечной молекуле ДНК, впоследствии названные *правилами Чаргаффа*.

1. Количество адениловых нуклеотидов в молекуле ДНК равно количеству тимидиловых ($A = T$), а количество гуаниловых — количеству цитидиловых ($G = C$).

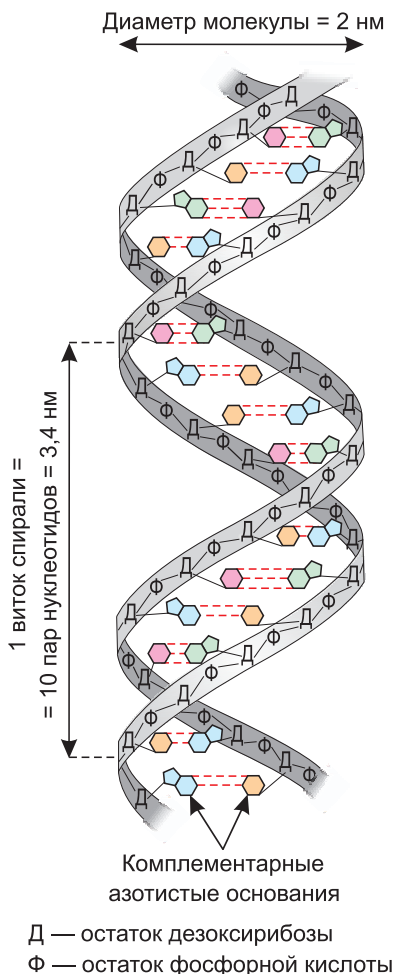


Рис. 23. Строение молекулы ДНК

осуществляются за счет клеток — соматических или специализированных (спор, гамет). Благодаря молекулам ДНК, содержащимся в этих клетках, происходит передача генетической информации от одного поколения к другому.

Таким образом, функциями ДНК являются хранение и реализация наследственной информации организма, ее передача дочерним клеткам при делении и потомкам при размножении. Иными словами, ДНК представляет собой генетический материал живых организмов.

2. Число пуриновых азотистых оснований равно числу пиримидиновых ($A + G = T + C$).

3. Суммарное количество адениловых и цитидиловых нуклеотидов равно суммарному количеству тимидиловых и гуаниловых нуклеотидов ($A + C = T + G$).

В 1953 г. на основании правил Чаргаффа и результатов исследований молекул ДНК, полученных британским ученым М. Уилкинсом, американский биолог Дж. Уотсон и британский биофизик Ф. Крик предложили модель пространственной структуры молекулы ДНК. В 1962 г. за разработку этой модели, получившей название «двойная спираль», Дж. Уотсон, Ф. Крик и М. Уилкинс были удостоены Нобелевской премии.

Функции ДНК. В молекулах ДНК закодирована информация о первичной структуре всех белков того или иного организма. Считывание этой информации с ДНК приводит в конечном итоге к синтезу белков, т. е. ДНК обеспечивает хранение и реализацию наследственной информации. Перед делением клетки молекулы ДНК удваиваются. Во время деления они распределяются между дочерними клетками, передавая им наследственную информацию от материнской. Из курса биологии 10-го класса вы знаете, что все формы размножения организмов осу-



Нуклеиновые кислоты — биополимеры, мономерами которых являются нуклеотиды. Каждый нуклеотид состоит из азотистого основания, пентозы и остатка фосфорной кислоты. Существуют два типа нуклеиновых кислот — дезоксирибонуклеиновые (ДНК) и рибонуклеиновые (РНК). Молекула ДНК имеет вид двойной спирали, нуклеотиды двух цепей которой образуют комплементарные пары. Функции ДНК — хранение, реализация и передача наследственной информации, т. е. информации о первичной структуре белков.



1. Что представляет собой наследственная (генетическая) информация живых организмов?
2. Опишите строение нуклеотида. Каким образом могут соединяться нуклеотиды в молекуле ДНК?
3. Охарактеризуйте пространственную структуру молекулы ДНК. Какие функции выполняет ДНК?
4. Установлена последовательность нуклеотидов одной из цепей ДНК: ЦТГАГТТЦА. Определите порядок нуклеотидов комплементарной цепи.
- 5*. Фрагмент молекулы ДНК содержит 126 адениловых нуклеотидов (А), что составляет 18 % от общего количества нуклеотидов в этом фрагменте. Какова длина данного фрагмента ДНК и сколько цитидиловых нуклеотидов (Ц) он содержит?



Выделение ДНК из банана



§ 8. Строение и функции РНК. АТФ

Строение и функции РНК. РНК, так же как и ДНК, представляет собой биополимер, построенный из нуклеотидов. Однако молекулы РНК имеют ряд особенностей. Вы знаете, что в состав нуклеотидов РНК вместо дезоксирибозы входит рибоза, а вместо тимина (Т) — урацил (У). Кроме того, молекулы РНК значительно короче ДНК и представлены одной полинуклеотидной цепью, а не двумя.

Лишь некоторые вирусы имеют двухцепочечные молекулы РНК, представляющие собой генетический материал этих неклеточных форм.

Молекулы РНК могут принимать различную пространственную конфигурацию, прежде всего за счет образования *водородных* связей. Но, в отличие от ДНК, эти связи формируются не между двумя разными цепями, а между отдельными участками одной и той же цепи, комплементарными друг другу.

Существует несколько видов РНК, различающихся по строению молекул, содержанию в клетке и выполняемым функциям. Все виды РНК

синтезируются на определенных участках одной из цепей ДНК. Такой синтез называется *матричным*, поскольку молекула ДНК является *матрицей* (т. е. образцом, моделью) для построения молекул РНК.

Рибосомные РНК (рРНК) составляют более 80 % всех РНК клетки. Молекулы рРНК соединяются с особыми белками и образуют *рибосомы* — органоиды, в которых происходит синтез белков из аминокислот.

Транспортные РНК (тРНК) — самые маленькие из молекул РНК, участвующих в синтезе белков. В среднем они состоят из 80 нуклеотидов. тРНК связывают аминокислоты, доставляют их в рибосомы и обеспечивают правильное включение этих аминокислот в полипептидную цепь. Для каждой из 20 белокобразующих аминокислот существует как минимум одна особая разновидность тРНК, а для некоторых аминокислот — несколько. Содержание тРНК составляет около 15 % от общего количества клеточных РНК.

Все тРНК имеют сходное строение. Благодаря образованию внутримолекулярных водородных связей молекулы тРНК приобретают особую структуру, в которой комплементарно связанные участки чередуются с петлями (рис. 24). Такая пространственная конфигурация была названа

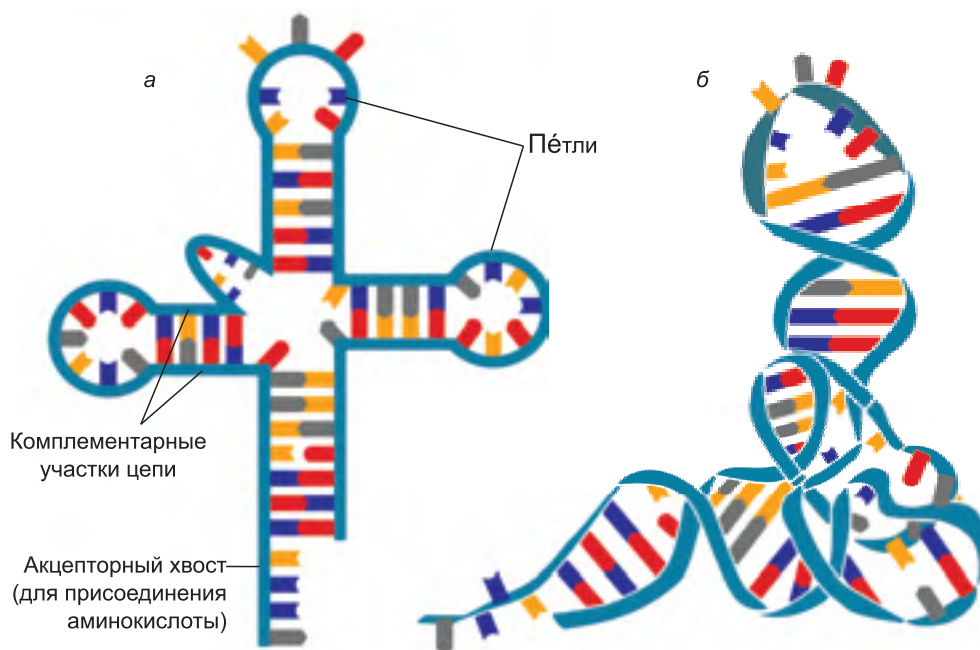


Рис. 24. Схема строения (а) и объемная конфигурация (б) молекулы тРНК

клеверным листом. Один из концов цепи тРНК служит для соединения с аминокислотой — это акцепторный хвост.

Матричные, или информационные, РНК (мРНК, иРНК) наиболее разнообразны по строению и длине цепей. Молекулы мРНК содержат информацию о первичной структуре определенных белков. Во время синтеза белков в рибосомах они служат матрицами, определяющими порядок расположения аминокислот в белковых молекулах. Поэтому биосинтез белка, так же как и синтез РНК, относится к матричным процессам. Количество мРНК не превышает 3—5 % всех РНК, содержащихся в клетке.

Функции рассмотренных видов РНК связаны с процессами синтеза белка. Следовательно, рРНК, тРНК и мРНК обеспечивают реализацию наследственной информации, хранящейся в молекулах ДНК.

Строение и функция АТФ. Исключительно важную биологическую роль играет **аденозинтрифосфорная кислота (АТФ)** — универсальный аккумулятор и переносчик энергии в клетках живых организмов. Практически все процессы жизнедеятельности, требующие энергетической подпитки, протекают с использованием энергии, заключенной в молекулах АТФ. К таким процессам относятся: биосинтез различных органических соединений (в том числе белков, жиров и нуклеиновых кислот), активный транспорт веществ через биологические мембраны, деление клеток, движение ресничек и жгутиков, сокращение мышц и многие другие.

В состав молекулы АТФ входит **аденин**, **рибоза** и три остатка **фосфорной кислоты** (рис. 25). Таким образом, от обычного аденилового нуклеотида АТФ отличается наличием двух дополнительных фосфатных групп. Ковалентные связи между остатками фосфорной кислоты примечательны тем, что при их разрыве выделяется большое количество энергии — около 40 кДж/моль (для сравнения: при разрыве обычных ковалентных связей высвобождается примерно 12 кДж/моль). Такие высокоэнергетические связи называются **макроэргическими**.

Поскольку остатки фосфорной кислоты в водной среде диссоциируют, приобретая отрицательный заряд, между ними наблюдается взаимное отталкивание. Поэтому АТФ легко подвергается *гидролизу* с разрывом макроэргических связей.

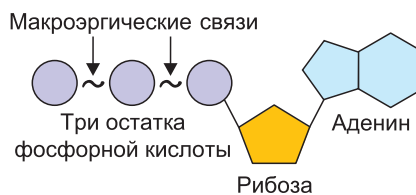
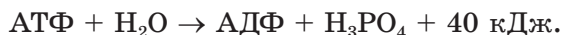


Рис. 25. Схема строения молекулы АТФ

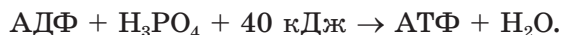
На первом этапе гидролиза от АТФ отщепляется остаток фосфорной кислоты. При этом выделяется 40 кДж/моль энергии и АТФ превращается в АДФ — аденозиндифосфорную кислоту:



Второй этап гидролитического расщепления наблюдается сравнительно редко. При этом происходит отщепление еще одной фосфатной группы, высвобождение второй «порции» энергии и превращение АДФ в АМФ — аденозинмонофосфорную кислоту:



Энергия, выделившаяся при гидролизе АТФ, используется для осуществления разнообразных клеточных процессов. Таким образом, АТФ интенсивно расщепляется, и ее запас в клетках невелик. Поэтому наряду с гидролизом АТФ необходим ее непрерывный *синтез*. Для того чтобы присоединить остаток фосфорной кислоты к АДФ, нужно затратить не менее 40 кДж энергии:



Поставщиком энергии для синтеза АТФ в клетках служат процессы расщепления и окисления органических веществ (глюкозы, жирных кислот и др.). Фотосинтезирующие организмы для образования молекул АТФ также используют поглощенную ими световую энергию.

АТФ является одним из самых часто обновляемых веществ. Так, человеческий организм содержит около 0,2 моль АТФ (примерно 100 г), но при этом каждая молекула в течение суток проходит более 500 циклов гидролиза и синтеза. Поэтому неудивительно, что общее количество АТФ, образующееся за сутки в организме человека, сопоставимо с массой его тела.

Таким образом, в живых организмах АТФ выполняет функцию аккумулятора и переносчика энергии. При гидролизе она высвобождает запасенную энергию (образно говоря, аккумулятор «разряжается»), а при синтезе вновь накапливает (происходит «зарядка» аккумулятора).



В отличие от ДНК молекулы РНК более короткие и образованы одной полинуклеотидной цепью. В синтезе белков участвуют три вида РНК — рибосомные (рРНК), транспортные (тРНК) и матричные, или информационные (мРНК, иРНК). Они обеспечивают реализацию наследственной информации, хранящейся в молекулах ДНК. Универсальным аккумулятором и переносчиком энергии в клетках является АТФ.



1. Какие слова пропущены в предложении и заменены буквами (а—г)?

В состав молекулы АТФ входит азотистое основание (а), пятиуглеродный моносахарид (б) и (в) остатка (г) кислоты.

2. Выявите сходство и различия в строении аденилового нуклеотида и молекулы АТФ.

3. Какие связи называются макроэргическими? Что представляет собой процесс гидролиза АТФ? Синтеза АТФ? В чем заключается биологическая роль АТФ?

4*. Сравните по различным признакам ДНК и РНК. Выявите черты их сходства и различия.

5*. Какие виды РНК содержатся в клетке? Сравните их по выполняемым функциям, особенностям строения и процентному содержанию от общего количества РНК в клетке.

6*. В одну клетку ввели молекулы АТФ, меченные радиоактивным фосфором ^{32}P по последнему (третьему) остатку фосфорной кислоты, а в другую — молекулы АТФ, меченные ^{32}P по первому (ближайшему к рибозе) остатку. Через 5 мин в обеих клетках измерили содержание неорганического фосфат-иона, меченного ^{32}P . Где оно оказалось выше и почему?

§ 9. Биологически активные вещества

Биологически активные вещества (БАВ) — соединения, способные при небольших концентрациях оказывать выраженное воздействие на процессы жизнедеятельности. Одни БАВ выполняют свои функции внутри организма, участвуя в регуляции роста, развития, обмена веществ и т. д. Другие выделяются из организма в окружающую среду, влияя на особей того же вида или других видов.

Выделяют несколько групп биологически активных веществ: гормоны, феромоны, витамины, алкалоиды, антибиотики и др. Вещества, входящие в состав той или иной группы, могут иметь разное химическое строение, однако выполняют сходные функции. Именно поэтому в основе классификации БАВ лежит их биологическая роль, а не химическая природа.

Гормоны — биологически активные вещества, которые вырабатываются специализированными клетками, тканями и органами (прежде всего — железами внутренней и смешанной секреции) и оказывают воздействие на другие клетки, ткани и органы (мишени). Гормоны обнаружены у большинства многоклеточных организмов: животных, растений, грибов и др. Они участвуют в регуляции практически всех процессов жизнедеятельности, в том числе роста и индивидуального развития.

По химическому строению гормоны разнородны. Одни из них имеют белковую природу (гормон роста *соматотропин*, гормоны поджелудочной железы *инсулин* и *глюкагон*), другие являются производными аминокислот (гормоны щитовидной железы *тироксин* и *трийодтиронин*, мозгового вещества надпочечников *адреналин* и *норадреналин*). Гормоны половых желез и коры надпочечников представляют собой стероиды.

Как и другие БАВ, гормоны обладают высокой активностью — даже в очень малых концентрациях они оказывают сильное воздействие на



процессы, протекающие в организме. Специфичность гормонов выражается в том, что они действуют только на определенные мишени (например, гормон роста влияет преимущественно на клетки костной и хрящевой тканей). Это объясняется тем, что связывать молекулы того или иного гормона способны лишь те клетки, которые имеют специальные рецепторы для этого гормона.



Как вам известно из курса биологии 9-го класса, в здоровом организме выработка гормонов четко регулируется нервной системой и гуморальными механизмами. Сниженная либо, наоборот, повышенная секреция гормонов приводит к нарушению процессов обмена веществ и развитию определенных заболеваний (вспомните каких).

Феромоны — биологически активные вещества, которые выделяются из организма в окружающую среду и влияют на поведение, физиологическое состояние или развитие особей того же вида. Феромоны используются для узнавания особей своего вида, привлечения брачных партнеров, в качестве сигналов об опасности или меток, указывающих границы индивидуальной территории, дорогу к дому и т. д. Например, муравьи используют феромоны для обозначения пройденного пути. По пахучим меткам они могут найти дорогу к муравейнику либо вернуться к оставленной добыче.

Первый изученный феромон (бомбикол) был выделен из желез самок тутового шелкопряда. Он способен привлекать самцов, находящихся на расстоянии нескольких километров (для начала брачного танца достаточно 10^{-18} г бомбикола). Чтобы получить 4 мг бомбикола понадобилось 313 000 самок шелкопряда.

У многих видов животных обнаружены так называемые феромоны тревоги. Они могут вызывать разные поведенческие реакции: животное может убежать, затаиться, а некоторые становятся агрессивными и нападают на врага. Например, пчела, ужалив жертву, вместе с ядом впрыскивает в ранку смесь феромонов, запах которых побуждает других пчел устремиться к месту укуса.

Некоторые феромоны оказывают влияние на индивидуальное развитие других особей. Так, особый феромон, выделяемый пчелиной маткой, подавляет половое развитие других самок, превращая их в рабочих пчел. Крупные головастики выделяют в воду вещества, тормозящие метаморфоз более мелких собратьев. Только тогда, когда крупные головастики превратятся в лягушек и покинут водоем, мелкие начинают усиленно расти и развиваться.

Химическая коммуникация с помощью феромонов обнаружена не только у животных, но и у микроорганизмов. Феромоны, как и гормоны, действуют в малых концентрациях и представляют собой сигнальные вещества. Однако гормоны регулируют процессы жизнедеятельности внутри организма, а феромоны в качестве химических сигналов передаются другим особям.

Витамины — низкомолекулярные органические вещества, обеспечивающие нормальное протекание процессов жизнедеятельности. Необходимость витаминов для организма связана с их участием в различных биохимических и физиологических процессах — обмене минеральных и органических веществ, образовании эритроцитов, развитии костей, свертывании крови и т. д. Многие витамины входят в состав сложных ферментов, обеспечивая их функционирование.

Суточная потребность организма в витаминах невелика, но при их недостатке нарушается обмен веществ и развиваются характерные заболевания. Избыточное поступление витаминов также может стать причиной патологических изменений в организме.

Основным источником витаминов для гетеротрофных организмов является пища. При этом одни витамины содержатся преимущественно в растительных продуктах, а другие — в продуктах животного происхождения. Поставщиками витаминов для животных и человека также могут быть симбиотические микроорганизмы. Например, бактерии, обитающие в толстом кишечнике человека, синтезируют витамины B₆, B₁₂ и др.

Некоторые витамины организм способен вырабатывать самостоятельно. Однако для этого необходимо поступление с пищей их предшественников — *провитамин*ов. Так, в печени человека из каротинов, содержащихся в растительных продуктах, образуется витамин А. Под действием ультрафиолетового излучения в коже происходит синтез витамина D из провитамина (производного холестерина).

Витамины имеют разную химическую структуру и свойства, их молекулы могут быть гидрофобными или гидрофильными. По отношению к растворителям выделяют две группы витаминов — *жирорастворимые* (например, А, D) и *водорастворимые* (С, витамины группы В и др.).

Алкалоиды — природные азотсодержащие органические соединения, обладающие выраженной физиологической активностью. Алкалоиды имеют преимущественно растительное происхождение, но также установлено, что они синтезируются некоторыми грибами и животными. Большинство алкалоидов ядовиты для животных и человека и имеют горький вкус. Считается, что основная функция этих веществ в живых организмах — защитная. Так, высокое содержание алкалоидов в ряде растений защищает их от поедания животными, препятствует развитию болезнетворных бактерий и паразитических грибов.

Известно, что некоторые алкалоиды в малых дозах могут оказывать лечебное действие. Одни из них влияют на работу нервной системы, другие — на тонус кровеносных сосудов и т. д. Например, *кодеин* и *морфин* используются в медицине в качестве мощных обезболивающих средств



§ 9-1

(однако их прием вызывает наркотическую зависимость). *Атропин* применяется для снятия спазмов гладких мышц, *кофеин* — для стимуляции работы нервной и сердечно-сосудистой систем при некоторых болезнях и отравлениях ядами, угнетающими центральную нервную систему (ЦНС).

Антибиотики — биологически активные вещества природного или синтетического происхождения, которые угнетают рост и развитие живых клеток либо вызывают их гибель. Большинство известных природных антибиотиков продуцируется микроорганизмами — бактериями, микроскопическими грибами (например, *пенициллин*). Эти вещества подавляют или прекращают жизнедеятельность других микроорганизмов.

Антибиотики находят широкое применение в медицине для лечения заболеваний, вызванных болезнетворными бактериями, паразитическими протистами и грибами. Некоторые антибиотики угнетают рост и размножение злокачественных клеток организма и в связи с этим используются в противоопухолевой терапии. Важно помнить, что антибиотики следует принимать только по назначению врача, причем строго соблюдая рекомендации по их приему. Самолечение и злоупотребление антибиотиками нередко приводит к ослаблению собственной защиты организма, гибели симбиотических микроорганизмов кишечника, заболеваниям печени и почек.



В зависимости от выполняемых функций выделяют несколько групп биологически активных веществ. Гормоны регулируют интенсивность протекания физиологических процессов в организме. Феромоны оказывают влияние на поведение, состояние или развитие особей своего вида. Витамины участвуют в обмене веществ, они необходимы для нормальной жизнедеятельности организмов. Алкалоиды защищают живые организмы от болезнетворных микроорганизмов и поедания. Антибиотики угнетают рост и размножение микроорганизмов, злокачественных клеток или вызывают их гибель.



1. Назовите важнейшие группы биологически активных веществ.
2. Какую химическую природу могут иметь гормоны? Приведите примеры. В чем выражается специфичность гормонов? Чем объясняется это свойство?
3. На основании материала, изученного в 9-м классе, докажите, что избыточная и недостаточная секреция гормонов ведет к нарушениям процессов жизнедеятельности и развития организма.
4. Какие функции выполняют феромоны? Что общего у феромонов и гормонов? В чем заключается главное отличие между этими группами биологически активных веществ?
5. Какова биологическая роль витаминов? Что может служить источником витаминов для человека и животных?
6. Что представляют собой алкалоиды? Какое значение имеют эти соединения в природе и жизни человека?

7*. С чем связано применение антибиотиков в медицине? Используя знания, полученные при изучении организма человека в 9-м классе, объясните, почему злоупотребление антибиотиками нередко приводит к расстройствам пищеварения, ослаблению защитных сил организма, болезням печени и почек?



КАЧЕСТВЕННАЯ РЕАКЦИЯ НА АСКОРБИНОВУЮ КИСЛОТУ (ВИТАМИН С)



ПОДВЕДЕМ ИТОГИ

Живые организмы образованы различными макро- и микроэлементами. Каждый из них выполняет определенные биологические функции.

Среди неорганических веществ в составе живых организмов ведущая роль принадлежит воде. Она выполняет ряд функций, важнейшими из которых являются структурная, метаболическая, транспортная и терморегуляторная. Органические вещества представлены как низкомолекулярными соединениями, так и биополимерами — белками, полисахаридами и нуклеиновыми кислотами. Мономерами для построения их молекул служат соответственно аминокислоты, моносахариды и нуклеотиды.

Молекулы белков имеют сложную пространственную структуру, обеспечивающую выполнение разнообразных функций: структурной, транспортной, регуляторной, защитной и т. д. Особого внимания заслуживает ферментативная (каталитическая) функция белков. Ферменты, ускоряя протекание биохимических реакций, играют главную роль в обеспечении жизнедеятельности организмов.

К органическим соединениям живых организмов относятся также липиды и углеводы. Их биологическая роль связана прежде всего с выполнением энергетической, запасающей и структурной функций.

Уникальные функции в клетках выполняют нуклеиновые кислоты. Молекулы ДНК обеспечивают хранение, реализацию и передачу наследственной информации живых организмов (информации о первичной структуре белков). В реализации этой информации, т. е. в синтезе белков, также участвуют матричные, рибосомные и транспортные РНК.

Важную роль в клетках играет АТФ — универсальный аккумулятор и переносчик энергии.

Гормоны, феромоны, витамины, алкалоиды и антибиотики являются биологически активными веществами (БАВ). В основе классификации БАВ лежат выполняемые ими функции, а не химическая природа.

Клетка — структурная и функциональная единица живых организмов



Изученные в предыдущей главе химические соединения обеспечивают все процессы жизнедеятельности, однако живыми их назвать нельзя. Следующим после молекулярного является **клеточный** уровень организации жизни. Именно клетка представляет собой наименьшую живую систему, т. к. обладает всеми признаками и свойствами живого. Она осуществляет обмен веществ и энергии, способна к саморегуляции, росту, развитию, размножению и т. д. Клетки и их компоненты сходны у всех живых организмов: в каждой клетке имеется цитоплазматическая мембрана, цитоплазма и генетический (наследственный) материал. Строение и функционирование клеток, процессы их размножения, старения и гибели изучает наука **цитология**.

§ 10. Клеточная теория. Общий план строения клетки



Рис. 26. Микроскоп Р. Гука (а) и рисунок клеток пробки, выполненный ученым (б)

Открытие клеток. Изучение клеток стало возможным благодаря изобретению микроскопа — прибора, предназначенного для получения увеличенных изображений. Человеком, впервые увидевшим клетки при помощи микроскопа (рис. 26, а), был английский ученый Р. Гук. В 1665 г. при рассмотрении тонкого среза пробкового слоя древесной коры он обнаружил, что пробка разделена на множество крошечных ячеек (рис. 26, б). Эти ячейки, похожие на пчелиные соты, Гук назвал **клетками**. Тот же план строения он наблюдал и при изучении других тканей растений. Со временем термин «клетка» утвердился в биологии.

Через несколько лет голландский натуралист А. ван Левенгук изготовил микроскоп, который обладал гораздо большим увеличением. С его помощью исследователь обнаружил движущиеся микроскопические организмы — инфузории, амёбы, подвижные бактерии. Также Левенгук впервые наблюдал клетки животных — эритроциты и сперматозоиды.

Микроскоп Левенгука представлял собой пластинку, в центре которой была одна линза (см. рис.). Наблюдателю нужно было смотреть через линзу на образец, закрепленный с другой стороны. Несмотря на простоту конструкции, микроскоп Левенгука позволял получить увеличение в несколько раз большее, чем у других микроскопов того времени. В течение жизни Левенгук изготовил не менее 25 микроскопов. Девять из них, сохранившиеся до наших дней, способны увеличивать изображение в 275 раз. Однако предполагается, что Левенгук создал микроскопы, которые могли давать увеличение до 500 раз.



Клеточная теория. В первой половине XIX в. происходило углубление представлений о строении клетки, что связано с существенными улучшениями конструкции микроскопов. В клетках были обнаружены ядро и некоторые другие структуры. До этого считалось, что живыми являются клеточные стенки, а внутри клетки или пусты, или заполнены «питательным соком». В 1840-х гг. ученые пришли к пониманию того, что важнейшие процессы жизнедеятельности протекают именно внутри клеток, а не в клеточных стенках.

В 1838 г. немецкий ботаник М. Шлейден доказал, что различные органы растений состоят из клеток. Кроме того, ученый указал на значимость ядра для жизнедеятельности клетки.

Создателем **клеточной теории** стал немецкий зоолог Т. Шванн. Он установил, что ткани животных состоят из клеток, каждая из которых имеет ядро. Сопоставляя собственные наблюдения с трудами Шлейдена, Шванн пришел к выводу о том, что на микроскопическом уровне животные и растения устроены по единому плану. В 1839 г. была опубликована его книга «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений». В этой книге были выражены основные идеи клеточной теории: все организмы состоят из клеток, при этом клетки растений и животных сходны по строению и процессам жизнедеятельности. Создание клеточной теории было одним из величайших открытий в естествознании XIX в., наряду с эволюционной теорией и законом сохранения и превращения энергии.



В 1855 г. немецкий врач Р. Вирхов дополнил клеточную теорию. Он сформулировал принцип «Каждая клетка — от клетки», т. е. клетки образуются из других клеток в результате деления.

В дальнейшем учение о клетке оказалось в центре внимания всей биологической науки и бурно развивалось. Для изучения клеток и их компонентов стали использовать разнообразные физические и биохимические методы. Это позволило понять сложность строения клеток и многообразие протекающих в них процессов.

Клеточная теория, главные положения которой были сформулированы в середине XIX в., является одной из основополагающих идей современной биологии. Она утверждает единство принципа строения и развития всех организмов, имеющих клеточное строение. Клеточная теория стала одной из предпосылок возникновения эволюционного учения, фундаментом для развития таких дисциплин, как гистология (наука о тканях), эмбриология (наука о зародышевом развитии организмов), физиология и др.

Современная клеточная теория включает следующие основные положения.

1. Клетка — элементарная структурно-функциональная единица живых организмов, обладающая всеми признаками и свойствами живого.
2. Клетки всех организмов сходны по химическому составу, строению и процессам жизнедеятельности.
3. Все клетки образуются только в результате деления исходных (материнских) клеток.
4. Клетки большинства многоклеточных организмов специализируются по функциям и образуют ткани. Из тканей состоят органы и системы органов.

Общий план строения клеток. Все клетки имеют единый принцип организации. Содержимое каждой из них отделено от внеклеточной среды цитоплазматической мембраной (плазмалеммой), а внутри находится цитоплазма с различными органоидами и генетический материал в виде ДНК. Однако в связи с особенностями строения клеток все клеточные формы жизни делятся на две группы — **прокариоты**, или **доядерные**, и **эукариоты**, или **ядерные**.

Как вы знаете, к прокариотам относятся бактерии, а к эукариотам — протисты, грибы, растения и животные. Клетки прокариот устроены сравнительно просто. Такие клетки не имеют ядра, их генетический материал (ДНК) находится непосредственно в цитоплазме. В эукариотических клетках есть ядро, отделенное от цитоплазмы двойной мембраной. Именно в нем содержатся молекулы ДНК.

Основными структурными компонентами клеток являются поверхностный аппарат, цитоплазма, а у эукариот также ядро (рис. 27, 28).

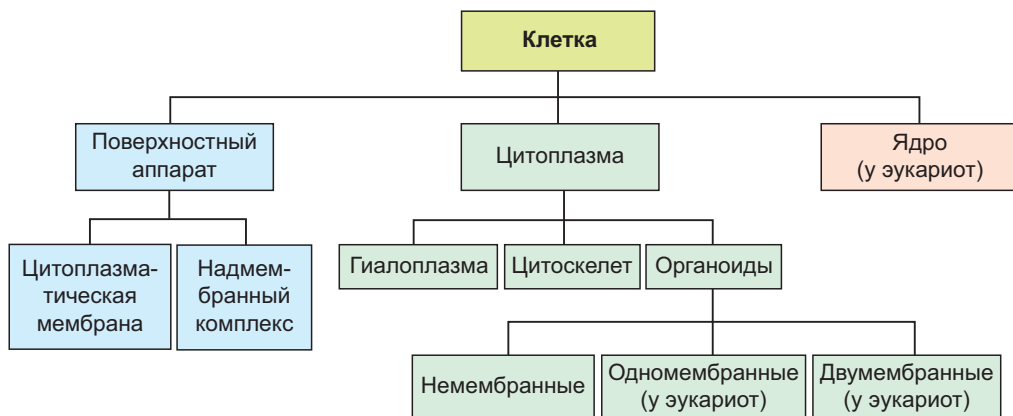


Рис. 27. План строения клетки



Рис. 28. Строение животной, растительной и бактериальной клеток

Поверхностный аппарат клетки является барьером, отделяющим ее содержимое от внеклеточной среды. Он обеспечивает обмен веществ, взаимодействие клетки с внешней средой и окружающими клетками. Поверхностный аппарат состоит из цитоплазматической мембраны и надмембранного комплекса.

Цитоплазматическая мембрана — основная часть поверхностного аппарата, характерная для всех клеток. *Надмембранный комплекс* клеток бактерий, грибов, растений и многих водорослей представлен прочной клеточной стенкой. Она обеспечивает защиту от внешних воздействий, придает клетке определенную форму. Надмембранным комплексом клеток животных является гликокаликс — тонкий слой, который состоит из молекул углеводов, связанных с белками и липидами цитоплазматической мембраны.

Цитоплазма — это все внутреннее содержимое клетки, за исключением ядра, ограниченное цитоплазматической мембраной. Цитоплазма состоит из жидкой части — гиалоплазмы и погруженных в нее цитоскелета и органоидов. *Гиалоплазма* представляет собой раствор, содержащий различные органические и неорганические вещества. Она объединяет все клеточные структуры и обеспечивает их взаимодействие.

Цитоскелет эукариот является механическим каркасом цитоплазмы, обеспечивающим поддержание и изменение формы клеток, внутриклеточные движения и т. п. Долгое время считалось, что цитоскелетом обладают только эукариотические клетки, однако на сегодняшний день установлено, что он имеется и в прокариотических.

Органоиды (органеллы) — постоянные специализированные структуры цитоплазмы, которые осуществляют определенные функции, жизненно необходимые для клетки. В зависимости от строения выделяют немембранные, одномембранные и двумембранные органоиды. Мембранные органоиды характерны только для клеток эукариот.

Немембранными органоидами являются рибосомы, клеточный центр, миофибриллы. К одномембранным органоидам относятся эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи, лизосомы, вакуоли, к двумембранным — митохондрии и пластиды.

Ядро — важнейшая структура эукариотической клетки, ее информационный центр. В ядре содержатся молекулы ДНК, обеспечивающие хранение и реализацию наследственной информации, а также ее передачу дочерним клеткам при делении.

Многообразие клеток. Как уже отмечалось, клетки живых организмов имеют общий план строения. Однако они могут отличаться друг от друга размерами, формой, некоторыми особенностями строения (рис. 29).



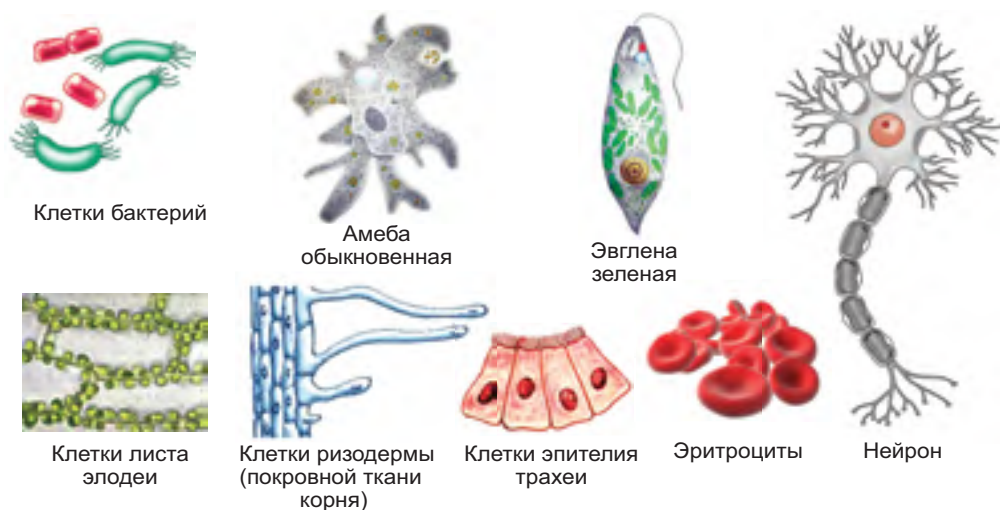


Рис. 29. Многообразие клеток

Самыми маленькими являются прокариотические клетки, их диаметр обычно составляет 0,5—10 мкм. Большинство клеток эукариот имеет размер 10—100 мкм. Реже встречаются клетки еще больших размеров. Например, мышечные волокна животных и ситовидные трубки растений в длину могут достигать 1—10 мм. Диаметр яйцеклеток крупных птиц и акул составляет несколько сантиметров, а отростки нейронов бывают длиной более 1 м.

В многоклеточном организме отличия между клетками обусловлены тем, что разные клетки выполняют различные функции. Однако даже самым высокоспециализированным клеткам свойственно наличие тех же органоидов и веществ, которые характерны и для других клеток.



Клеточная теория является одним из основных обобщений современной биологии. Согласно этой теории элементарными структурно-функциональными единицами организмов являются клетки. Они обладают всеми признаками и свойствами живого и образуются только в результате деления исходных клеток. В связи с особенностями строения клеток организмы делятся на две группы — прокариоты и эукариоты. Все клетки имеют общий принцип организации: их основными компонентами являются поверхностный аппарат, цитоплазма и ядро (у эукариот).



1. Кого считают первооткрывателем клетки? Кто является автором и основоположником клеточной теории? Кто дополнил клеточную теорию принципом «Каждая клетка — от клетки»?

Р. Вирхов, М. Шлейден, Р. Гук, Т. Шванн, А. ван Левенгук.

2. Какие понятия пропущены в биологических «уравнениях» и заменены вопросительными знаками?

Поверхностный аппарат клетки + ? + ядро = эукариотическая клетка

Цитоплазма = органоиды + цитоскелет + ?

Надмембранный комплекс + ? = поверхностный аппарат клетки

3. Сформулируйте основные положения клеточной теории. Какой вклад внесла клеточная теория в развитие естественнонаучной картины мира?

4. Назовите основные компоненты клеток. Какие из них свойственны только клеткам эукариот?

5. О чем свидетельствует тот факт, что клетки различных организмов имеют общий план строения?

6*. Используя знания, полученные при изучении биологии в 6—10-м классах, на примерах докажете справедливость четвертого положения клеточной теории.

7*. В связи с чем некоторые клетки достигают сравнительно крупных размеров (яйцеклетки птиц и акул, клетки мякоти плодов и эндосперма семян, нейроны с отростками более 1 м)? Как вы думаете, есть ли пределы увеличению (уменьшению) размеров клеток? Чем они могут быть обусловлены?



§10-1



ПОВТОРЕНИЕ ОТКРЫТИЯ ГУКА



§ 11. Поверхностный аппарат клетки

Обязательным компонентом поверхностного аппарата любой клетки является **цитоплазматическая мембрана (плазмалемма)**. Она отделяет и защищает внутреннее содержимое клетки от внешней среды. Важнейшим свойством цитоплазматической мембраны является *избирательная проницаемость*. Различные вещества проходят через плазмалемму с разной скоростью, а для некоторых она практически непроницаема. Таким образом, цитоплазматическая мембрана обеспечивает обмен веществ между клеткой и внеклеточной средой и постоянство химического состава клетки.

Химический состав и строение плазмалеммы. Цитоплазматическая мембрана состоит преимущественно из липидов и белков. В состав плазмалеммы также входят углеводы, которые являются компонентами сложных липидов и белков — гликолипидов и гликопротеинов. Толщина цитоплазматической мембраны составляет около 7,5 нм.

Около половины массы плазмалеммы составляют липиды, представленные в основном фосфолипидами. Они формируют основу строения мембраны — *липидный бислой* (двойной слой), в котором гидрофобные хвосты молекул погружены внутрь, а гидрофильные головки располагаются снаружи (см. рис. 19, с. 37). Кроме фосфолипидов, в состав двойного слоя входят и другие липиды, например стероиды. Белки, входящие в состав мембраны, могут пронизывать липидный бислой насквозь, частично погружаться в него или примыкать к поверхности (рис. 30).

Мембранные липиды и белки связаны между собой не ковалентными связями, а за счет гидрофобных и электростатических взаимодействий. В связи с этим молекулы данных веществ могут двигаться вдоль плоскости мембраны. Таким образом, плазмалемма является динамичной структурой — молекулы белков перемещаются в подвижном, текучем липидном бислое, как в жидкости. Свойство текучести обуславливает пластичность плазмалеммы, благодаря чему она способна, например, быстро восстанавливать свою целостность после незначительных повреждений.

В клетках эукариот, кроме плазмалеммы, имеются внутренние мембраны, ограничивающие ядро и мембранные органоиды. Для всех биологических мембран характерен общий план строения — их основу составляет липидный бислой, с которым связаны молекулы белков.

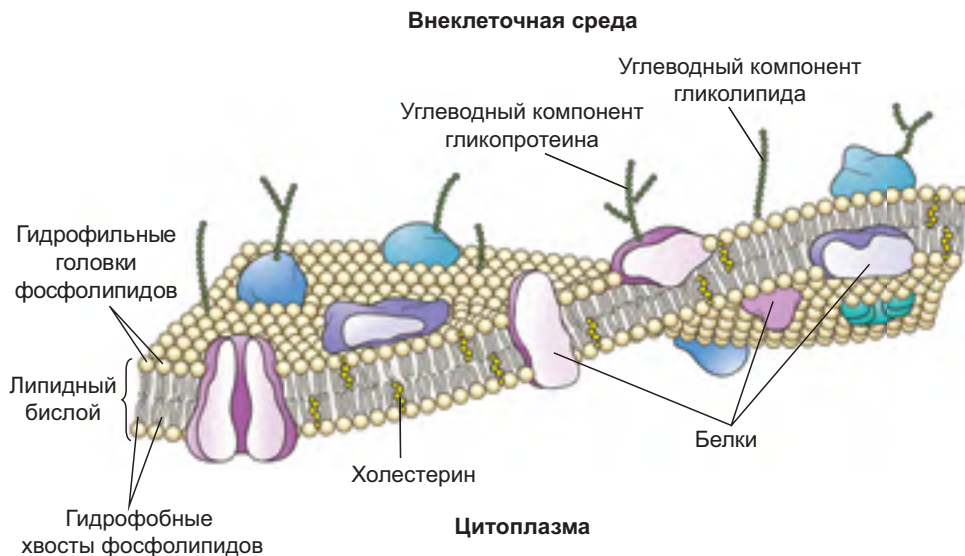


Рис. 30. Строение цитоплазматической мембраны

Функции плазмалеммы. Цитоплазматическая мембрана окружает цитоплазму, физически отделяя клетку от внеклеточной среды. Кроме того, плазмалемма ограничивает поступление в клетку и выведение из нее определенных химических веществ. Таким образом, цитоплазматическая мембрана выполняет *барьерную* функцию.

Еще одной функцией плазмалеммы является *рецепторная*. Она обусловлена тем, что некоторые мембранные белки являются рецепторами. Когда молекула определенного вещества связывается с таким белком, он изменяет свою пространственную конфигурацию. Это обеспечивает передачу сигнала из внеклеточной среды в клетку и приводит к изменению протекания определенных внутриклеточных процессов. Так, существуют мембранные рецепторы для гормонов и нейромедиаторов (вспомните механизм передачи нервного импульса в синапсе, изученный в курсе биологии 9-го класса). Взаимодействие рецепторов с химическими веществами обеспечивает также распознавание вкусов (например, рецепторными клетками вкусовых почек языка человека) и запахов (обонятельными рецепторами эпителия носовой полости). Изменение пространственной структуры мембранных белков может происходить не только под действием определенных веществ, но и в результате влияния тех или иных физических факторов. Так, молекулы зрительных рецепторных белков палочек и колбочек сетчатки глаза реагируют на свет, существуют термочувствительные белки-рецепторы и т. п.

Плазмалемма также выполняет функцию *узнавания других клеток*. Над наружной поверхностью цитоплазматической мембраны, как антенны, выступают разветвленные и линейные молекулы углеводов (см. рис. 30). Они соединены ковалентными связями с мембранными белками и липидами, образуя гликопротеины и гликолипиды. Эти молекулы у разных типов клеток имеют специфические различия и являются маркерами, позволяющими опознать клетку. С их помощью клетки узнают друг друга и взаимодействуют (например, сперматозоид и яйцеклетка), правильно ориентируются и связываются между собой при формировании тканей и органов.

Одной из важнейших функций цитоплазматической мембраны является *транспортная*. Транспорт через плазмалемму обеспечивает доставку веществ, необходимых клетке, и удаление из нее конечных продуктов обмена. Благодаря транспортной функции цитоплазматической мембраны также осуществляется секреция клетками различных биологически активных веществ.

Способы транспорта веществ через цитоплазматическую мембрану. Перемещение веществ через плазмалемму может осуществляться за счет диффузии, активного транспорта и транспорта в мембранной упаковке.

При **диффузии** частицы вещества движутся через мембрану из области высокой концентрации этого вещества в область более низкой. За счет диффузии транспортируются только небольшие молекулы или ионы. При этом неполярные соединения, такие как O_2 , CO_2 , N_2 и др., перемещаются непосредственно через липидный бислой. Диффузия ионов и гидрофильных веществ, например воды, мочевины, происходит через специальные каналы. Такие каналы, образованные белками, пронизывают мембрану насквозь (рис. 31).

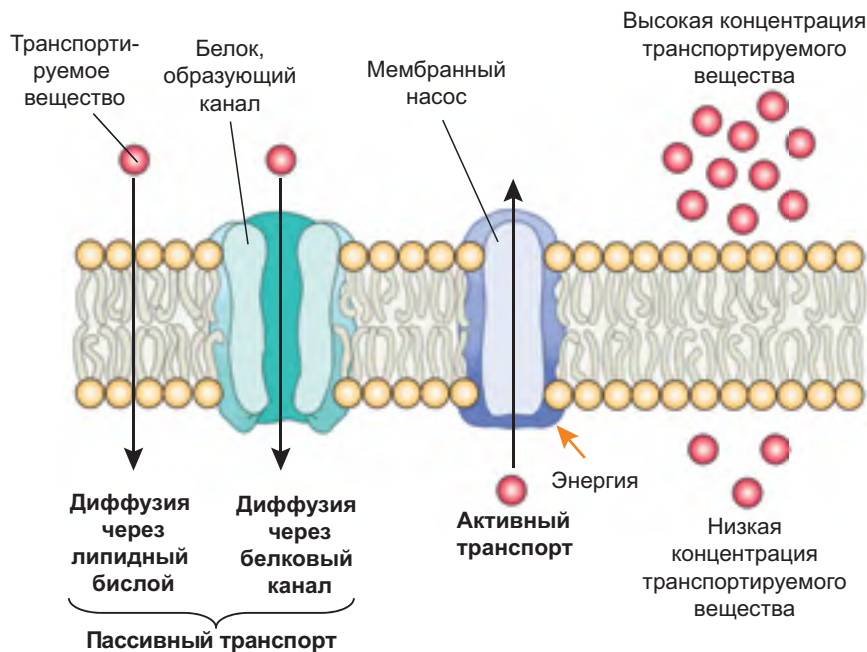


Рис. 31. Схема транспорта веществ через плазмалемму

Как уже отмечалось, цитоплазматическая мембрана обладает избирательной проницаемостью. Молекулы воды легко проходят через плазмалемму, но для многих растворенных веществ она является преградой. Если концентрации этих веществ внутри клетки и во внеклеточной среде отличаются, наблюдается явление осмоса (рис. 32, с. 64). **Осмос** — это перемещение молекул воды через избирательно проницаемую мембрану. При этом молекулы воды движутся из области, где содержание воды больше (т. е. из более разбавленного раствора), в область, где ее меньше (в более концентрированный раствор).

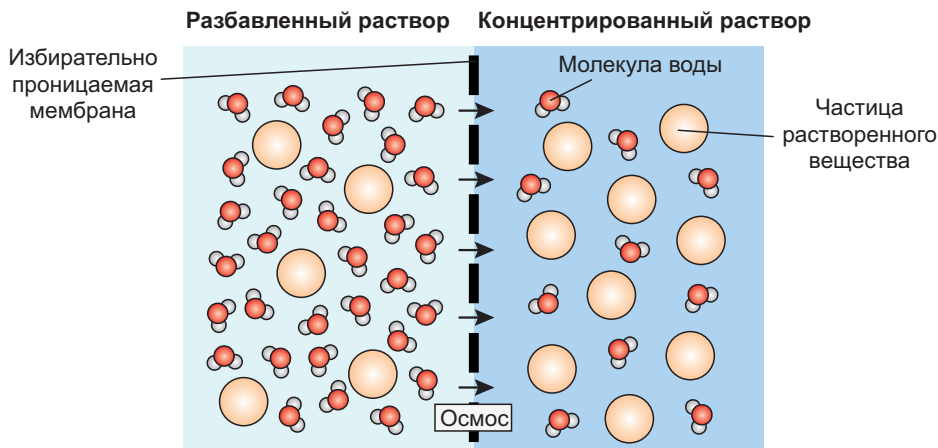


Рис. 32. Схема процесса осмоса

Перемещение молекул воды происходит до тех пор, пока концентрации растворов по обе стороны мембраны не уравниваются. Таким образом, осмос является особым видом диффузии, при котором равновесие достигается за счет движения через мембрану только молекул растворителя — воды. Благодаря осмосу происходит выравнивание концентраций растворенных веществ в клетке и во внеклеточной среде.

Все виды диффузии обеспечивают транспорт веществ из области их более высокой концентрации в область низкой. Перенос происходит без затрат энергии, поэтому диффузию относят к **пассивному транспорту**.

Перемещение низкомолекулярных веществ, в том числе ионов, через плазмалемму из области низкой концентрации в область более высокой обеспечивает **активный транспорт**. При этом затрачивается энергия, источником которой в большинстве случаев служит АТФ. Активный транспорт осуществляется специальными белками — *мембранными насосами* (см. рис. 31). Процессы активного транспорта играют важную роль в осуществлении различных процессов жизнедеятельности, таких как возбуждение клеток, передача нервных импульсов, сокращение мышечных волокон и др.

Примером мембранного насоса может служить Na^+/K^+ -АТФаза. За счет энергии, выделяющейся при гидролизе молекулы АТФ, она переносит три иона Na^+ из клетки во внеклеточную среду, а два иона K^+ — наоборот в клетку. Этот процесс многократно повторяется. Таким образом, за счет работы Na^+/K^+ -АТФазы во внеклеточной среде создается высокая концентрация Na^+ , а внутри клетки — K^+ . В результате на цитоплазматической мембране возникает разность потенциалов, что необходимо для возбуждения клетки, возникновения и проведения нервного импульса.

Макромолекулы, например белки, полисахариды и нуклеиновые кислоты, а также пищевые частицы транспортируются в **мембранной упаковке**. Различают два вида транспорта в мембранной упаковке — эндоцитоз и экзоцитоз. Так же как и активный транспорт, процессы эндо- и экзоцитоза происходят с затратами энергии.

Эндоцитоз — поглощение клеткой твердых частиц или растворов путем образования пузырьков, окруженных мембраной. Благодаря текучести и пластичности плазмалеммы захватываемые вещества обволакиваются ею и заключаются в формирующийся *эндоцитозный пузырек*. Далее пузырек отделяется от мембраны и перемещается внутрь клетки (рис. 33, а). Выделяют два типа эндоцитоза: *фагоцитоз* — поглощение твердых частиц и *пиноцитоз* — поглощение жидкости с растворенными в ней веществами.

Эндоцитоз характерен для клеток всех эукариотических организмов. Например, у гетеротрофных протистов он обеспечивает питание. В организме животных эндоцитоз, кроме того, играет защитную роль. Так, лейкоциты путем фагоцитоза захватывают попавшие в организм бактерии и другие чужеродные объекты.

Экзоцитоз — это процесс, обратный эндоцитозу. Выделяемые вещества в эукариотической клетке заключаются в *экзоцитозный пузырек*, ограниченный мембраной. Он перемещается к цитоплазматической мембране, далее обе мембраны сливаются, и содержимое пузырька оказывается во внеклеточной среде (рис. 33, б). Так из клетки выводятся непереваренные остатки пищи, ферменты, гормоны, полисахариды и другие вещества.

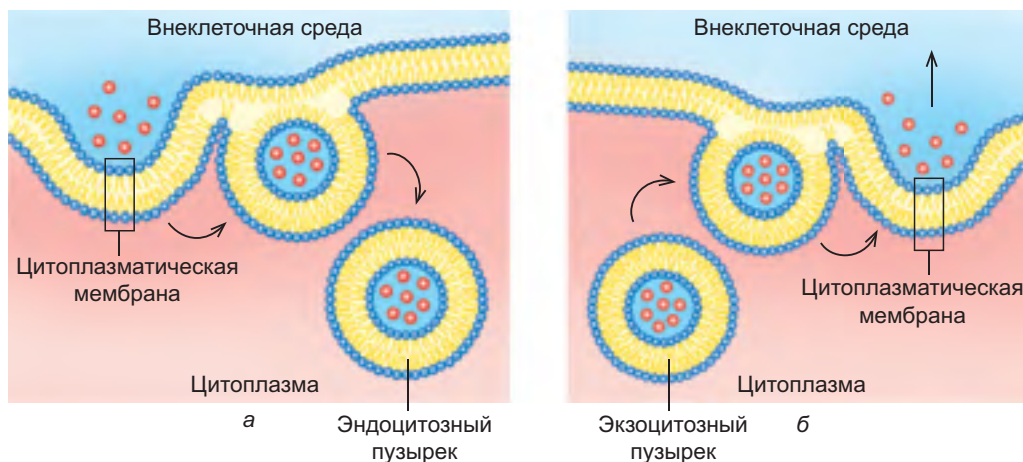


Рис. 33. Схема эндоцитоза (а) и экзоцитоза (б)

Надмембранный комплекс состоит из структур, расположенных снаружи от цитоплазматической мембраны. В клетках животных внешняя поверхность плазмалеммы покрыта **гликокаликсом**. Это тонкий слой, образованный молекулами углеводов, которые связаны с мембранными белками и липидами. Гликокаликс защищает цитоплазматическую мембрану от повреждений, участвует в осуществлении рецепторной функции плазмалеммы и функции узнавания клеткой других клеток.

Надмембранный комплекс клеток бактерий, грибов, растений и многих водорослей представлен жесткой **клеточной стенкой**. Она придает клеткам механическую прочность, поддерживает их форму и защищает содержимое. Кроме того, клеточная стенка предохраняет клетки от разрыва при поступлении в них воды путем осмоса. Клеточные стенки растений и ряда водорослей в основном состоят из целлюлозы, грибов — из хитина. У некоторых бактерий снаружи от клеточной стенки имеется слизистая **капсула**, защищающая клетку от высыхания и других неблагоприятных факторов.



Цитоплазматическая мембрана (плазмалемма) — универсальная часть поверхностного аппарата, характерная для любой клетки. Основу строения плазмалеммы составляет липидный бислой, с которым связаны молекулы белков. Цитоплазматическая мембрана выполняет барьерную, рецепторную и транспортную функции, а также функцию узнавания других клеток. Важным свойством цитоплазматической мембраны является избирательная проницаемость. Вещества могут перемещаться через плазмалемму без затрат энергии за счет пассивного транспорта, т. е. диффузии. Активный транспорт и транспорт в мембранной упаковке происходят с затратами энергии. Снаружи от цитоплазматической мембраны находится надмембранный комплекс.



1. Из каких химических соединений состоит цитоплазматическая мембрана? Каково строение плазмалеммы?
2. Перечислите и поясните основные функции плазмалеммы.
3. Какими способами может осуществляться транспорт веществ через цитоплазматическую мембрану?
4. Два раствора глюкозы разделены мембраной, не пропускающей молекулы глюкозы, но пропускающей воду. Концентрация глюкозы в первом растворе — 1 %, во втором — 0,1 %. Что происходит с молекулами воды? Как называется это явление?
5. Чем отличаются процессы фагоцитоза и пиноцитоза? В чем проявляется сходство этих процессов?
6. Каковы функции и особенности состава надмембранного комплекса у клеток разных организмов?

7*. Сравните различные типы транспорта веществ в клетку. Укажите черты их сходства и различия.

8*. Какие функции не смогла бы выполнять цитоплазматическая мембрана, если бы в ее состав не входили белки? Ответ обоснуйте.



ИЗУЧЕНИЕ ОСМОСА НА КУХНЕ



§ 12. Гиалоплазма. Цитоскелет. Немембранные органоиды

Как вы уже знаете, внутреннее содержимое клетки, за исключением ядра, называется цитоплазмой. Ее основой является гиалоплазма, в которую погружены компоненты цитоскелета и органоиды.

Гиалоплазма объединяет в целостную систему все клеточные структуры и обеспечивает взаимодействие между ними. Основным ее компонентом является вода, в которой растворены белки, аминокислоты, углеводы, нуклеотиды, соли и другие соединения. В гиалоплазме протекают различные процессы метаболизма, она участвует во внутриклеточном транспорте веществ. Небольшие молекулы и ионы перемещаются в гиалоплазме путем диффузии. Крупные молекулы биополимеров и органоиды транспортируются при участии цитоскелета.

Цитоскелет — это трехмерная сеть, образованная белками и пронизывающая гиалоплазму клетки. Это своеобразный механический каркас, обеспечивающий пространственную организацию цитоплазмы. Основными компонентами цитоскелета эукариот являются микротрубочки и микрофиламенты (рис. 34).

Микротрубочки представляют собой тонкие полые цилиндры, стенки которых образованы молекулами белка *тубулина* (рис. 35, с. 68). Микротрубочки участвуют в транспорте веществ и органоидов внутри клетки. Вдоль них с помощью специальных белков перемещаются различные клеточные структуры. Такой транспорт осуществляется за счет энергии АТФ. Микротрубочки также

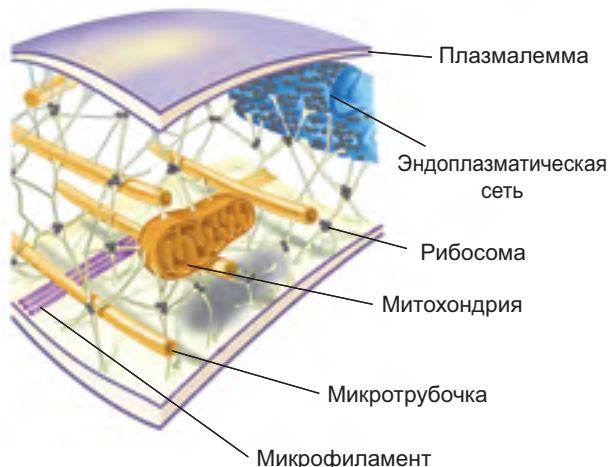


Рис. 34. Схема организации цитоскелета

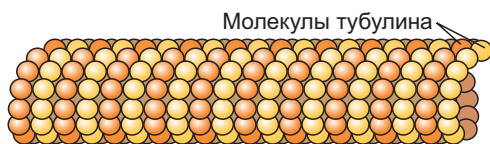


Рис. 35. Схема строения микротрубочки

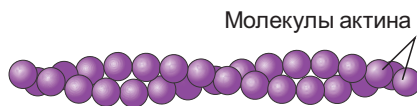


Рис. 36. Схема строения микрофиламента



входят в состав клеточного центра. Во время деления клетки из них формируются нити так называемого *веретена деления*, которые обеспечивают расхождение хромосом между образующимися дочерними клетками.

Микрофиламенты — это белковые волокна (фибриллы), более тонкие, чем микротрубочки. Они образованы двумя нитями, спирально закрученными одна вокруг другой. Каждая нить состоит из молекул белка *актина* (рис. 36).

Микротрубочки и микрофиламенты — динамичные структуры. Они могут быстро распадаться на отдельные белковые молекулы и снова собираться в зависимости от потребностей клетки. Компоненты цитоскелета взаимодействуют между собой и с биологическими мембранами. Они обеспечивают поддержание формы клетки, движение цитоплазмы, внутриклеточный транспорт, пульсацию сократительных вакуолей у протистов. Благодаря взаимодействию компонентов цитоскелета плазмалемма клеток может изменять свою форму, что лежит в основе таких процессов, как эндо- и экзоцитоз, амебоидное движение клеток (например, амёб и лейкоцитов). Кроме того, цитоскелет участвует в процессах клеточного деления, которые будут подробно рассмотрены в § 17—18.

Немембранные органоиды — это органоиды, которые не ограничены собственной мембраной. К этой группе органелл относятся клеточный центр, миофибриллы и рибосомы.

Клеточный центр является центром организации сборки микротрубочек. Он состоит из двух *центриолей* и окружающего их уплотненного участка цитоплазмы, который содержит различные белки. Клеточный центр характерен для клеток животных и ряда протистов. В клетках большинства растений и грибов этот органоид отсутствует. Центриоли представляют собой цилиндры, расположенные перпендикулярно друг другу (рис. 37). Стенки каждой центриоли образованы девятью триплетами микротрубочек (9×3), связанных специальными белками.

В период между делениями клеточный центр располагается в центральной части клетки вблизи ядра. Он обеспечивает запуск сборки микротрубочек цитоскелета из молекул тубулина. Формирующиеся микротрубочки удлиняются в направлении от клеточного центра к периферии клетки.

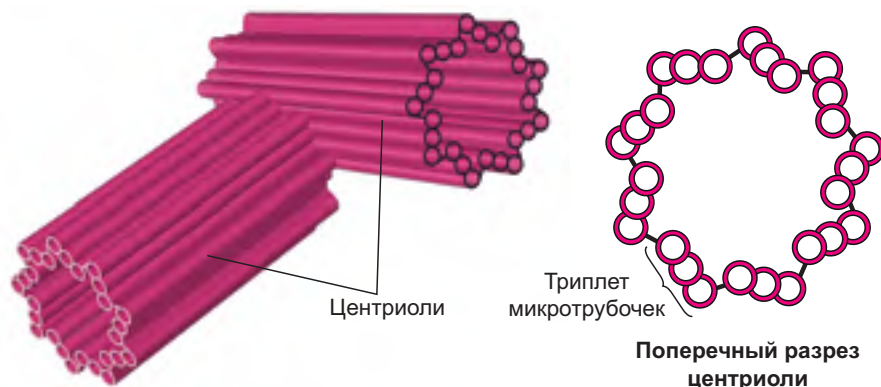


Рис. 37. Схема строения центриолей

Перед делением клетки происходит удвоение центриолей. В начале деления пары центриолей расходятся к противоположным полюсам клетки и образуют из микротрубочек веретено деления.

Как вы уже знаете из курса биологии 9-го класса, сокращение поперечнополосатых мышечных волокон обеспечивают **миофибриллы**. Это немембранные органоиды, в состав которых входят упорядоченно расположенные нити, образованные белками актином и миозином. За счет энергии АТФ в присутствии ионов Ca^{2+} актиновые нити перемещаются вдоль миозиновых. Это приводит к уменьшению длины миофибрилл и тем самым к сокращению мышечных волокон.

Рибосомы — это мельчайшие органоиды, характерные для всех типов клеток. Их количество в разных клетках может составлять от нескольких тысяч до миллионов. Рибосомы прокариот и эукариот имеют общий принцип организации и функционирования. Они обеспечивают синтез белковых молекул из аминокислот.

Рибосома состоит из двух *субъединиц* — большой и малой (рис. 38). Каждая из них содержит одну или несколько молекул рРНК, связанных



Рис. 38. Схема строения рибосомы

с молекулами различных белков. В прокариотической клетке субъединицы рибосом формируются непосредственно в цитоплазме. У эукариот образование субъединиц происходит в клеточном ядре. При этом сначала синтезируются рРНК, которые затем соединяются со специальными белками, поступающими из цитоплазмы. Сформировавшиеся субъединицы выходят из ядра в гиалоплазму, где располагаются отдельно друг от друга, объединяясь только для синтеза белка.

Размер рибосом прокариот составляет около 20 нм. Эукариотические рибосомы крупнее — до 30 нм. Помимо рибосом, находящихся в гиалоплазме эукариотической клетки, свои собственные рибосомы имеют митохондрии и пластиды. Рибосомы в составе этих органоидов по размерам и строению более сходны с бактериальными, чем с теми, которые присутствуют в гиалоплазме.



Гиалоплазма — это водный раствор, в котором протекают различные процессы метаболизма. Она объединяет все клеточные структуры и обеспечивает их взаимодействие. В состав цитоскелета эукариот входят микротрубочки и микрофиламенты, образованные молекулами тубулина и актина соответственно. Цитоскелет участвует в поддержании формы клеток, внутриклеточном транспорте, эндо- и экзоцитозе и других важных процессах. Клеточный центр, миофибриллы и рибосомы относятся к немембранным органоидам. Клеточный центр является центром организации сборки микротрубочек, формирует веретено деления. Миофибриллы обеспечивают сокращение поперечнополосатых мышечных волокон. В рибосомах осуществляется синтез белков из аминокислот.



1. В чем заключается различие между понятиями «цитоплазма» и «гиалоплазма»? Каков химический состав гиалоплазмы? Какие функции в клетке она выполняет?
2. Из чего состоит цитоскелет и каковы его функции в клетке? Чем микротрубочки отличаются от микрофиламентов?
3. Как устроен клеточный центр? Какие функции он выполняет?
4. Что такое миофибриллы? Какова их функция?
5. Охарактеризуйте химический состав, строение и функцию рибосом.
- 6*. Как вы думаете, где содержится больше рибосом — в клетках волосных луковиц или в клетках жировой ткани? Почему?
- 7*. Известно, что гиалоплазма может менять вязкость и текучесть, переходя из жидкого состояния в гелеобразное и наоборот. Предложите гипотезы, каким образом это может осуществляться.



Наблюдение движения цитоплазмы



§ 13. Мембранные органоиды

Мембранные органоиды имеются только в клетках эукариот. Внутреннее содержимое одномембранных органоидов отделено от гиалоплазмы одной мембраной, а двумембранных — двумя. Эти мембраны имеют сходное с плазмалеммой строение.

К **одномембранным органоидам** клетки относятся: эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи, лизосомы и вакуоли.

Эндоплазматическая сеть (ЭПС) — это замкнутая система, которая состоит из соединенных между собой уплощенных полостей — цистерн и разветвленных каналов. Цистерны и каналы ЭПС пронизывают гиалоплазму клетки. Они ограничены мембраной, переходящей в наружную мембрану ядра (рис. 39).

Различают два типа ЭПС — *шероховатую* и *гладкую*. Шероховатая ЭПС представлена преимущественно цистернами, а гладкая — каналами. Мембраны шероховатой и гладкой ЭПС непосредственно переходят друг в друга. С наружной поверхностью мембраны шероховатой ЭПС связаны многочисленные рибосомы, которые и придают ей характерную «шероховатость». На мембране гладкой ЭПС рибосомы отсутствуют.

В рибосомах шероховатой ЭПС синтезируются белки. Далее молекулы белков поступают внутрь цистерн, где приобретают определенную пространственную конфигурацию. На мембране гладкой ЭПС происходит синтез различных углеводов и липидов. Большинство веществ, синтезированных в шероховатой и гладкой ЭПС, накапливается в цистернах и каналах этого органоида. Затем молекулы синтезированных соединений заключаются в небольшие пузырьки, которые формируются из мембраны эндоплазматической сети. Мембранные пузырьки, которые отделились от ЭПС, доставляют содержащиеся в них вещества в комплекс Гольджи.

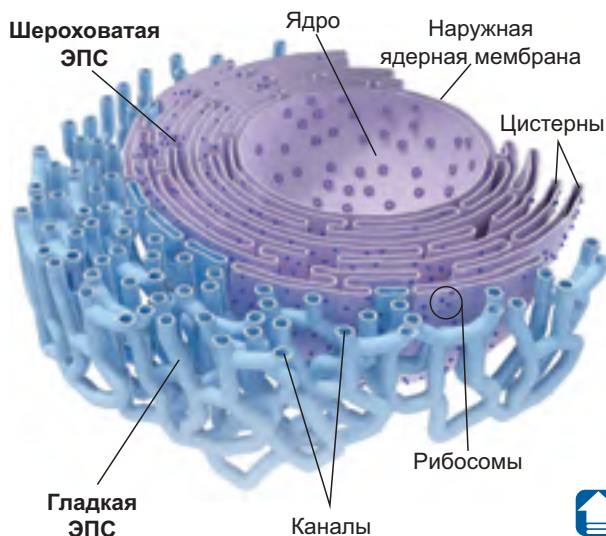


Рис. 39. Схема строения эндоплазматической сети



Рис. 40. Схема строения комплекса Гольджи

Комплекс (аппарат) Гольджи представляет собой стопку плоских дисковидных цистерн и связанную с ними систему пузырьков (рис. 40). В комплексе Гольджи выделяют два полюса. Полюс, расположенный ближе к ядру клетки, принимает вещества, синтезированные в ЭПС. Сюда поступают мембранные пузырьки, которые отделились от ЭПС, и происходит их слияние с цистернами аппарата Гольджи. Вещества, поступившие в комплекс Гольджи, перемещаются по цистернам к противоположному полюсу, обращенному к цитоплазматической мембране. При этом они претерпевают различные биохимические превращения.

В цистернах полюса, обращенного к плазмалемме, происходит разделение и сортировка молекул по химическому составу и назначению. Далее вещества упаковываются в мембранные пузырьки, которые отделяются от цистерн аппарата Гольджи. Внутреннее содержимое этих пузырьков выводится из клетки путем экзоцитоза, а их мембраны включаются в состав плазмалеммы (рис. 41). Так происходит секреция клеткой различных веществ во внеклеточную среду и обновление цитоплазматической мембраны. Кроме того, из некоторых пузырьков комплекса Гольджи формируются лизосомы и вакуоли.

Лизосомы — это мембранные пузырьки, которые содержат ферменты, способные расщеплять различные органические соединения (белки, углеводы, липиды и др). Молекулы этих ферментов изначально синтезируются в рибосомах на мембранах шероховатой ЭПС и затем переносятся в комплекс Гольджи. От него отделяются так называемые *первичные лизосомы* — мембранные пузырьки, содержащие ферменты, которые подверглись необходимым превращениям.

Первичные лизосомы могут сливаться с эндоцитозными пузырьками. Так образуются *вторичные лизосомы*, или *пищеварительные вакуоли* (см. рис. 41). В них происходит переваривание молекул или частиц, поступивших в клетку путем эндоцитоза. Продукты расщепления поступают



Рис. 41. Схема функционирования комплекса Гольджи и лизосом

в гиалоплазму и включаются в процессы обмена веществ. Непереваренные остатки обычно выводятся из клетки путем экзоцитоза. Лизосомы участвуют не только в расщеплении веществ, поступивших в результате эндоцитоза, но и в переваривании структурных компонентов клетки, и даже целых клеток. Благодаря лизосомам могут уничтожаться, например, дефектные или отслужившие свой срок органоиды, поврежденные или погибшие клетки.

Вакуоли представляют собой наполненные жидкостью и окруженные мембраной полости. Эти органоиды характерны для клеток растений, грибов и многих протистов.

Вакуоли растительных клеток образуются из небольших мембранных пузырьков, которые являются производными ЭПС или комплекса Гольджи. По мере роста клетки вакуоли увеличиваются и обычно сливаются в одну крупную центральную вакуоль.

Содержимое вакуоли — *клеточный сок* — представляет собой водный раствор различных веществ. Так, в состав клеточного сока могут входить запасные вещества, например углеводы, карбоновые кислоты, аминокислоты. При необходимости они выводятся из вакуоли в гиалоплазму и используются клеткой. Клеточный сок также может содержать пигменты, ферменты или конечные продукты метаболизма клетки.

Таким образом, вакуоли обеспечивают накопление, хранение и изоляцию различных веществ. За счет пигментов, содержащихся в клеточном соке, они способны придавать окраску разным частям растений, например плодам вишни и лепесткам василька. Клеточный сок является более

концентрированным раствором, чем гиалоплазма, поэтому в вакуоль путем осмоса поступает вода. За счет этого вакуоль оказывает давление на гиалоплазму и тем самым на клеточную стенку. Так в клетке поддерживается тургорное давление, которое обуславливает сохранение ее формы. Поглощение воды вакуолями играет важную роль в растяжении молодых клеток при их росте и в регуляции водного режима растения.

Сократительные (пульсирующие) вакуоли характерны, главным образом, для одноклеточных пресноводных протистов. Эти органоиды служат для выведения из клетки избытка воды. Содержание растворенных веществ внутри клетки выше, чем в окружающей ее водной среде. Поэтому за счет осмоса в клетку постоянно проникают молекулы воды. Из гиалоплазмы они перемещаются в сократительную вакуоль, и ее объем увеличивается. Далее, благодаря взаимодействию элементов цитоскелета, вакуоль сокращается, и наполняющая ее жидкость выталкивается в окружающую среду. Работа сократительных вакуолей способствует поддержанию определенного объема клетки, что препятствует ее разрыву. Кроме того, вместе с водой из клетки выводятся растворенные в ней продукты обмена веществ.

Двумембранными органоидами клеток являются митохондрии и пластиды. **Митохондрии** — органоиды, в которых протекает кислородный этап клеточного дыхания (этот процесс будет подробно рассмотрен в следующей главе). В ходе кислородного этапа с участием O_2 происходит расщепление и окисление органических соединений до неорганических веществ.

При этом выделяется много энергии, которая используется для синтеза большого количества АТФ. Поэтому митохондрии иногда называют «энергетическими станциями» клетки.

Каждая митохондрия ограничена двумя мембранами — *наружной* и *внутренней*, между которыми находится *межмембранное пространство* (рис. 42). Наружная мембрана митохондрии гладкая, не образует выпячиваний и складок. Она отделяет органоид от гиалоплазмы и обладает высокой проницаемостью для ионов и небольших молекул. Внутренняя мембрана характеризуется гораздо меньшей



Рис. 42. Схема строения митохондрии

проницаемостью. Она образует многочисленные складки — *кristы*, которые значительно увеличивают площадь ее поверхности. Внутренняя мембрана митохондрий содержит большое количество белков. В ее состав входят, например, ферменты, обеспечивающие синтез АТФ.

Содержимое митохондрии, ограниченное внутренней мембраной, называется *матриксом*. В матриксе содержатся различные неорганические и органические вещества, в том числе разнообразные ферменты, а также кольцевые молекулы ДНК и все виды РНК. Следовательно, митохондрии содержат собственную генетическую информацию. В их матриксе также находятся рибосомы, в которых осуществляется реализация этой информации, т. е. синтез белков. Митохондриальные рибосомы меньше по размерам, чем рибосомы, содержащиеся в гиалоплазме клетки. Главная функция митохондрий — обеспечение клетки энергией в виде АТФ.

Пластиды — это органоиды, свойственные клеткам фотосинтезирующих эукариот — растений и водорослей. В зависимости от особенностей строения, окраски и выполняемых функций у растений выделяют три основных типа пластид: хлоропласты, лейкопласты и хромопласты. Внутреннее содержимое пластид называется *стромой*. Она окружена двумя мембранами. Между *наружной* и *внутренней* мембранами имеется *межмембранное пространство*. Как и у митохондрий, наружная мембрана пластид ровная, не имеет складок и обладает высокой проницаемостью для различных веществ. Внутренняя мембрана менее проницаема и способна образовывать впячивания. В строме содержатся кольцевые молекулы ДНК, все виды РНК, а в рибосомах, похожих на бактериальные, осуществляется синтез белков. Пластиды разных типов способны к взаимопревращениям.

Хлоропласты — это пластиды, главной функцией которых является осуществление процесса фотосинтеза. У растений хлоропласты окрашены в зеленый цвет благодаря высокому содержанию зеленых пигментов *хлорофиллов*. Кроме хлорофиллов, хлоропласты содержат желтые, оранжевые или красные пигменты — *каротиноиды*. В фотосинтезирующих клетках растений обычно находится по нескольку десятков хлоропластов, имеющих форму двояковыпуклой линзы. У разных видов водорослей хлоропласты могут значительно различаться по форме, размерам, окраске и количеству в клетке.

При развитии хлоропластов их внутренняя мембрана образует впячивания, направленные в строму. Далее они отделяются от внутренней мембраны, преобразуясь в *тилакоиды* — плоские одномембранные мешочки. Дисквидные тилакоиды, расположенные друг над другом, формируют



§13-1

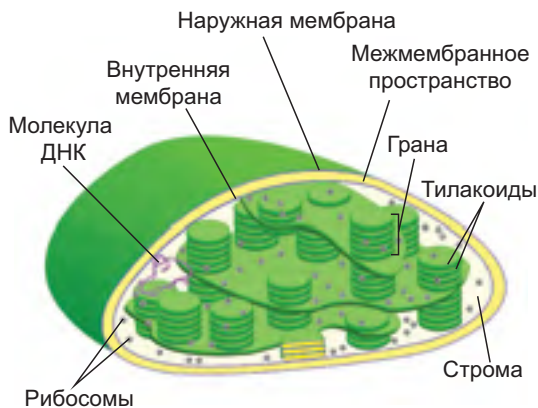


Рис. 43. Схема строения хлоропласта

граны, напоминающие стопки монет (рис. 43). Отдельные граны соединяются между собой вытянутыми в длину тилакоидами. Мембраны тилакоидов содержат фотосинтетические пигменты, различные белки (в том числе ферменты, обеспечивающие синтез АТФ) и другие вещества.

Лейкопласты представляют собой бесцветные пластиды, не содержащие пигментов. В них синтезируются и накапливаются запасные питательные вещества: крахмал, липиды, некоторые белки.

Поэтому особенно много лейкопластов содержится в клетках запасочной ткани.

Хромопласты — это желтые, оранжевые или красные пластиды. Их цвет обусловлен наличием пигментов *каротиноидов*. Эти пластиды обеспечивают окраску разных частей растений, например корнеплодов моркови, зрелых плодов шиповника, рябины, томата.



§13-1



Одномембранными органоидами являются эндоплазматическая сеть (ЭПС), комплекс Гольджи, лизосомы и вакуоли. ЭПС обеспечивает синтез белков, углеводов и липидов. Синтезированные в ЭПС вещества транспортируются в комплекс Гольджи, где происходят их биохимические превращения, сортировка и упаковка в мембранные пузырьки. Лизосомы содержат пищеварительные ферменты и участвуют в расщеплении различных молекул и частиц. Одной из важнейших функций вакуолей растительных клеток является регуляция водного режима клетки и поддержание тургорного давления. Сократительные вакуоли протистов выводят из клеток избыток воды и растворенные в ней продукты обмена веществ.

Митохондрии и пластиды — это двумембранные органоиды. Главная функция митохондрий — синтез АТФ. У растений выделяют три основных типа пластид: хлоропласты, лейкопласты и хромопласты. В хлоропластах осуществляется фотосинтез, лейкопласты накапливают запасные питательные вещества, а хромопласты обеспечивают окраску разных частей растений.



1. Что представляет собой эндоплазматическая сеть? Какие существуют виды ЭПС, каковы их функции?
2. Охарактеризуйте строение комплекса Гольджи. Какие функции он выполняет?
3. Как образуются и что содержат лизосомы? Вакуоли растительных клеток? Каковы функции этих органоидов?
4. Для каких организмов характерны сократительные вакуоли? В чем заключается их роль?
5. Как устроены митохондрии? Какую основную функцию они выполняют?
6. Какие типы пластид выделяют у растений? Чем они различаются? Охарактеризуйте строение и функции хлоропластов.
- 7*. Докажите справедливость утверждения: «Одномембранные органоиды клетки взаимосвязаны и образуют единую мембранную систему, каждый компонент которой специализирован на выполнении определенных функций».
- 8*. Биологические мембраны имеют общий план строения, но могут отличаться по составу и свойствам. Так, миелиновая оболочка аксона, образованная плазмалеммой клеток глии, содержит около 75 % липидов и только 25 % белков. В цитоплазматической мембране количество липидов и белков примерно равное, а во внутренней мембране хлоропластов и митохондрий содержание белков достигает 75 %. Как вы думаете, с чем это связано?



Изучение строения и разнообразия пластид



§ 14. Ядро клетки

Ядро — это обязательный компонент любой эукариотической клетки. В большинстве клеток имеется одно ядро, но существуют также двуядерные и многоядерные клетки. Например, у инфузории туфельки два ядра, а в клетках некоторых водорослей и грибов, в поперечнополосатых мышечных волокнах — несколько. Зрелые клетки ситовидных трубок покрытосеменных растений и эритроциты млекопитающих лишены ядер. Такие клетки утрачивают ядро в процессе развития, теряя способность к размножению.

Строение ядра. Обычно ядро имеет шаровидную или яйцевидную форму, однако в некоторых клетках форма ядра может быть иной: веретеновидной, линзовидной, подковообразной и др. Размеры клеточных ядер также отличаются. Тем не менее, несмотря на эти различия, все ядра устроены одинаково. Ядро клетки состоит из ядерной оболочки, ядерного сока, хроматина и одного или нескольких ядрышек (рис. 44, с. 78).

Ядерная оболочка отделяет содержимое ядра от гиалоплазмы. Она состоит из двух мембран — *наружной* и *внутренней*, между которыми находится *межмембранное пространство*. Наружная мембрана ядра непосредственно переходит в мембрану эндоплазматической сети, на ее поверхности располагаются рибосомы. На внутренней мембране рибосомы отсутствуют.

В некоторых местах ядерной оболочки имеются круглые сквозные отверстия — *ядерные поры* (см. рис. 44). Благодаря им происходит обмен различными материалами между ядром и гиалоплазмой. Через ядерные

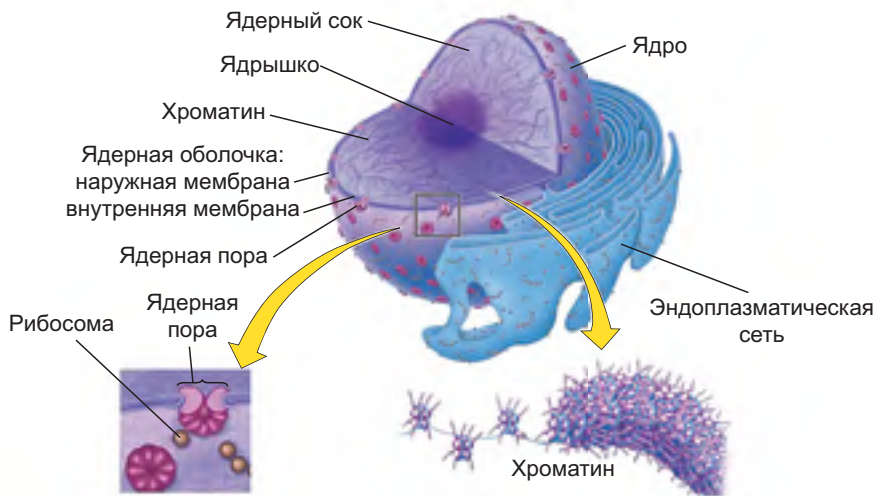


Рис. 44. Схема строения ядра



поры из ядра в гиалоплазму выходят молекулы мРНК, тРНК, субъединицы рибосом. Из гиалоплазмы в ядро поступают АТФ, нуклеотиды, различные ионы, белки и другие вещества.

Ядерный сок представляет собой водный раствор, содержащий различные органические и неорганические вещества. По составу и свойствам ядерный сок сходен с гиалоплазмой. Он заполняет внутреннее пространство ядра и является средой протекания всех внутриядерных процессов. В ядерный сок погружены хроматин и ядрышки.

Хроматин — это нитевидные структуры ядра, образованные линейными молекулами ДНК и специальными белками. Белки обеспечивают упаковку длинных молекул ДНК в более компактные структуры. В неделящейся клетке хроматин может равномерно распределяться в объеме ядра или располагаться отдельными сгустками.

Ядрышко представляет собой плотное округлое образование, не ограниченное собственной мембраной. В ядре может быть одно или несколько ядрышек, они могут появляться и исчезать. В ядрышке осуществляется синтез рРНК. Здесь они приобретают определенную пространственную конфигурацию и соединяются с особыми белками, поступающими из цитоплазмы. Таким образом в ядрышке происходит сборка отдельных субъединиц рибосом.

В начале деления клетки ядрышки исчезают, ядерная оболочка распадается на отдельные фрагменты, ядерный сок смешивается с гиалоплазмой. Поэтому в делящейся клетке ядро отсутствует.

Функции ядра. Клеточное ядро содержит молекулы ДНК. Следовательно, оно осуществляет хранение наследственной информации клетки. В ядре информация о первичной структуре белков переписывается с молекул ДНК на молекулы мРНК, которые переносят ее в цитоплазму к месту синтеза белков. Субъединицы рибосом, в которых происходит синтез белков, и молекулы тРНК, участвующие в этом процессе, также образуются в ядре. Таким образом, ядро обеспечивает не только хранение, но и реализацию наследственной информации. Оно управляет всеми процессами жизнедеятельности клетки, определяя (путем синтеза молекул мРНК), какие белки и в какое время должны синтезироваться в рибосомах.

Хромосомы. В начале деления клетки происходит спирализация хроматина. При этом формируются короткие и плотные структуры — **хромосомы**, которые можно рассмотреть с помощью микроскопа. В состав хромосом входят молекулы ДНК и белки, которые обеспечивают плотную упаковку ДНК.

На начальных стадиях деления клетки хромосомы состоят из двух одинаковых тяжей — *сестринских хроматид*, соединенных в области *центромеры*, или *первичной перетяжки* (рис. 45). Каждая из сестринских хроматид содержит по одной молекуле ДНК, причем эти молекулы абсолютно идентичны. Они образуются в результате удвоения исходной материнской молекулы ДНК перед делением клетки.

Центромера делит хромосому на *плечи* одинаковой или разной длины. В зависимости от расположения центромеры выделяют три типа хромосом. У *равноплечих* хромосом центромера находится посередине или почти посередине, поэтому плечи практически равны по длине. *Неравноплечие* хромосомы имеют плечи разной длины, а у *палочковидных* одно плечо длинное, а второе очень короткое, почти незаметное (рис. 46).

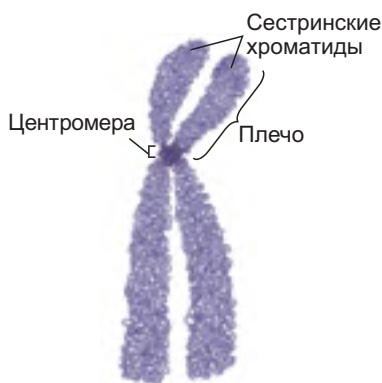


Рис. 45. Схема строения хромосомы

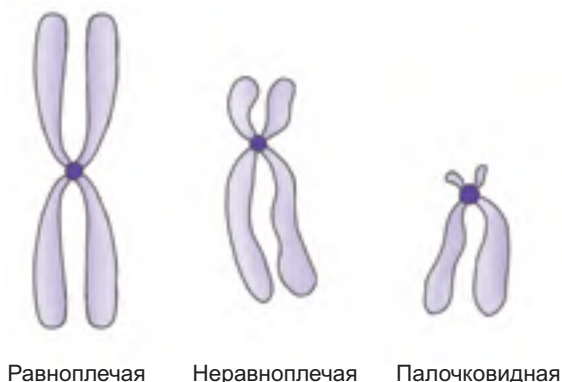


Рис. 46. Типы хромосом

Как вы уже знаете из курса биологии 10-го класса, для половых клеток (гамет) и спор характерен *одинарный* набор хромосом. Этот набор также называют **гаплоидным** и обозначают как $1n$. В гаплоидном наборе нет парных хромосом, каждая из них уникальна и отличается от других по строению и содержанию наследственной информации.

Соматические клетки обычно содержат *двойной*, или **диплоидный**, набор хромосом — $2n$. Количество хромосом в таком наборе четное. Одинаковые по размерам и особенностям строения хромосомы образуют пары и называются **гомологичными**. Хромосомы в каждой паре имеют разное происхождение: одна из гомологичных хромосом унаследована от матери, а другая — от отца. Так, гаплоидные яйцеклетка и сперматозоид человека имеют по 23 хромосомы ($1n = 23$). При их слиянии образуется диплоидная зигота, содержащая 23 пары, т. е. 46 хромосом ($2n = 46$). Из зиготы развивается человек, в соматических клетках которого содержится по 46 хромосом (23 материнских и 23 отцовских).

Особи каждого вида обладают определенным набором хромосом, сходных по размерам, форме и строению. Хромосомный набор, характерный для соматических клеток того или иного вида живых организмов, называется **кариотипом**. При анализе кариотипа учитывают количество хромосом, их величину, форму и особенности строения. Каждому биологическому виду свойствен особый, уникальный кариотип. Даже у близкородственных видов хромосомные наборы отличаются, поэтому кариотип иногда называют «хромосомным паспортом» вида.

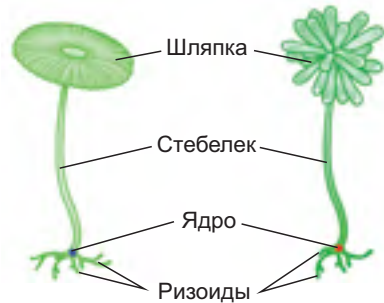
Количество хромосом не связано с уровнем организации живых организмов. Например, в кариотипе гориллы 48 хромосом, карпа — 100, а у некоторых видов протистов — до 1600. Соматические клетки гороха посевного содержат 14 хромосом, а хвоща полевого — 216.



Ядро клетки состоит из ядерной оболочки, ядерного сока, хроматина и одного или нескольких ядрышек. Ядро обеспечивает хранение и реализацию наследственной информации, управляет всеми процессами жизнедеятельности клетки. В начале деления клетки вследствие спирализации хроматина формируются компактные хромосомы. Каждая хромосома состоит из двух сестринских хроматид, соединенных в области центромеры. Набор хромосом в гаметах и спорах гаплоидный ($1n$), а в соматических клетках, как правило, диплоидный ($2n$). Кариотипом называется набор хромосом, характерный для соматических клеток определенного вида живых организмов.



1. Охарактеризуйте строение клеточного ядра.
2. Какие процессы осуществляются в ядрышках? Почему ядрышки в ядре клетки периодически появляются и исчезают?
3. Какие функции выполняет клеточное ядро? Как его отсутствие может повлиять на жизнедеятельность клетки?
4. Каково строение хромосом в начале деления клетки? Чем гаплоидный набор хромосом отличается от диплоидного? Для каких клеток характерны данные хромосомные наборы? Какие хромосомы называют гомологичными?
5. Что такое кариотип? Почему его называют «хромосомным паспортом» вида?
- 6*. В теплых морях обитают необычные зеленые водоросли ацетабулярии. Их тело представляет собой одну гигантскую клетку, состоящую из ножки с ризоидами, тонкого стебелька и шляпки (см. рис.). Стебелек достигает в длину 6 см, а шляпка, имеющая у разных видов различную форму, — 1 см в диаметре. Ацетабулярии живут на мелководье и повреждаются прибоем. Однако они обладают способностью регенерировать все части своего тела, кроме ядра, которое находится в прикрепленной к камням ножке. Какие эксперименты с этими водорослями можно провести, чтобы доказать, что именно ядро является основным хранителем наследственной информации?



§ 15. Особенности строения клеток прокариот и эукариот

Как вы знаете, клетки прокариот, в отличие от эукариотических, лишены ядра и мембранных органоидов. Прокариотами являются бактерии, а эукариотами — протисты, грибы, растения и животные.

Строение прокариотических клеток. Размеры клеток прокариот обычно составляют от 0,5 до 10 мкм. Однако встречаются бактерии как больших, так и меньших размеров. Форма бактериальных клеток также различается. Например, клетки *кокков* имеют шаровидную форму, *бацилл* — палочковидную, а у *спирилл* они закручены в виде спиралей. Несмотря на различия в размерах и форме, все прокариотические клетки устроены по единому плану и состоят из поверхностного аппарата и цитоплазмы (рис. 47, с. 82).

В состав *поверхностного аппарата* бактериальной клетки входят цитоплазматическая мембрана (плазмалемма) и клеточная стенка, иногда — слизистая капсула. У некоторых прокариот поверхностный аппарат помимо плазмалеммы и клеточной стенки включает наружную мембрану, похожую по строению на плазмалемму.

Цитоплазматическая мембрана клеток прокариот может образовывать различные по форме впячивания в цитоплазму. По составу, структуре и

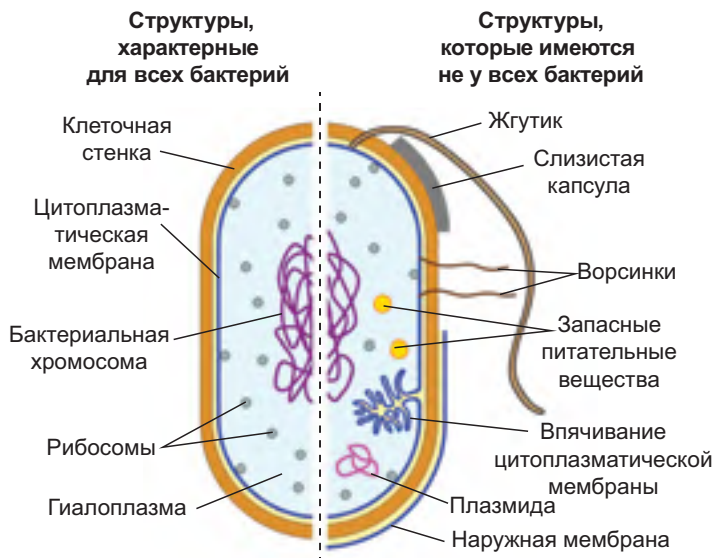


Рис. 47. Схема строения бактериальной клетки

выполняемым функциям плазмалемма бактерий сходна с цитоплазматической мембраной эукариотических клеток. Жесткая клеточная стенка обеспечивает поддержание формы бактериальной клетки и ее защиту от механических повреждений. Она предохраняет клетку от разрыва в результате действия высокого тургорного давления, вызванного поступлением воды в цитоплазму путем осмоса.

У некоторых бактерий поверх клеточной стенки или наружной мембраны есть слизистая *капсула*, состоящая главным образом из полисахаридов. Капсула защищает клетку от механических повреждений и высыхания, а у болезнетворных бактерий — еще и от действия иммунной системы организма-хозяина.

На поверхности клеток многих бактерий имеются тонкие белковые выросты — *ворсинки*. Они служат для прикрепления к разным субстратам или другим клеткам.

Клетки некоторых прокариот имеют органоиды движения — *жгутики*. Бывают клетки с одним, несколькими или множеством жгутиков. Бактериальный жгутик представляет собой длинную белковую нить, вращение которой обеспечивает движение клетки.

В цитоплазме прокариотической клетки расположена кольцевая молекула ДНК — **бактериальная хромосома**. В клетках большинства бактерий, кроме бактериальной хромосомы, содержатся небольшие кольцевые

молекулы ДНК — **плазмиды**. Плазмиды не являются обязательными компонентами бактериальной клетки. Однако они могут содержать наследственную информацию, которая обеспечивает проявление у клетки свойств, помогающих ей выжить в определенных условиях окружающей среды. Примером могут служить плазмиды, обуславливающие устойчивость к тем или иным антибиотикам или токсинам.

В каждой прокариотической клетке обязательно присутствуют *рибосомы*, которые, как вы уже знаете, отличаются от рибосом эукариот меньшими размерами. В клетках бактерий также могут содержаться запасные питательные вещества, например капли липидов, крахмальные зерна или гранулы гликогена. Их отложение происходит в условиях избытка питательных веществ, а потребление — при истощении пищевых ресурсов.



Особенности строения клеток эукариот. Как уже отмечалось, к эукариотам относятся представители четырех царств: Растения, Животные, Грибы и Протисты. Их клетки устроены сходным образом. Все они имеют ядро и цитоплазму с различными мембранными и немембранными органоидами. Однако, наряду со сходством, между клетками организмов разных царств существуют определенные отличия.

Для клеток **растений** характерно наличие пластид, крупных вакуолей, клеточной стенки. В большинстве растительных клеток отсутствуют центриоли. Резервным углеводом у растений является крахмал.

Основным структурным компонентом, обеспечивающим прочность клеточной стенки растений, являются волокна (фибриллы), состоящие из молекул целлюлозы. Они погружены в пластичный желеобразный матрикс, образованный различными полисахаридами и некоторыми другими веществами. Целлюлозные фибриллы образуют многослойный жесткий каркас, причем в каждом слое клеточной стенки они располагаются параллельно друг другу (рис. 48).

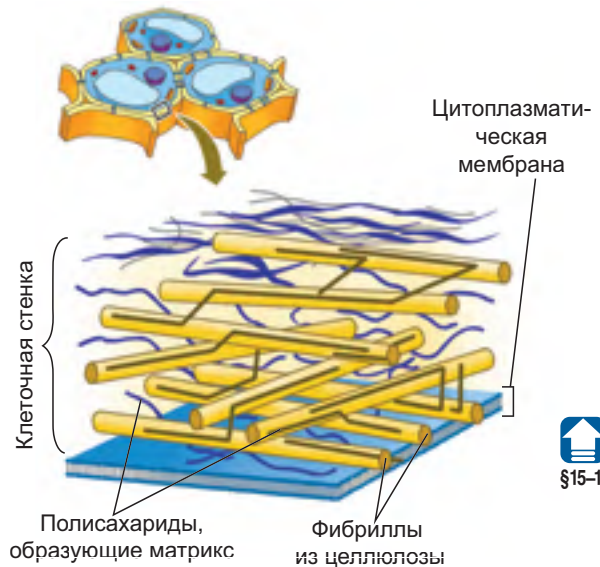


Рис. 48. Схема строения клеточной стенки растений

В клетках **животных** отсутствуют пластиды и клеточная стенка, а надмембранный комплекс представлен гликокаликсом. Для животных клеток не характерно наличие вакуолей. В этих клетках содержатся центриоли, в качестве резервного углевода откладывается гликоген.

Клетки **грибов** имеют черты сходства как с растительными, так и с животными клетками. Как и клетки растений, они имеют крупные вакуоли и клеточную стенку, для них не характерно наличие центриолей. У большинства грибов основным структурным компонентом клеточной стенки являются волокна, образованные молекулами хитина. Это вещество не встречается у растений, но характерно для ряда животных. Так, у членистоногих хитин — это главный компонент кутикулы, играющей роль наружного скелета. Подобно животным клеткам, клетки грибов не содержат пластид, резервным полисахаридом в них является гликоген.

Клетки **протистов** очень разнообразны по строению. Для одноклеточных пресноводных протистов характерно наличие сократительных вакуолей. Подвижные протисты могут перемещаться с помощью жгутиков (хламидомонада), благодаря ресничкам (инфузории) или ложноножкам (амебы). Для разных видов протистов характерны различные запасные углеводы.

Как вам известно, протисты, способные осуществлять фотосинтез, называются *водорослями*. В их клетках содержатся хлоропласты, количество которых может составлять от одного до нескольких десятков. Хлоропласты водорослей также называют *хроматофорами*. У разных видов они различаются по форме, величине и содержанию фотосинтетических пигментов. Например, у хлореллы и хламидомонады хроматофоры чашевидные, а у спирогиры — в форме спирально закрученных лент. Хлоропласты зеленых водорослей, обитающих на небольших глубинах, содержат минимальный набор фотосинтетических пигментов. Среди них преобладают хлорофиллы, что и обуславливает зеленую окраску этих водорослей. В отличие от зеленых водорослей хроматофоры красных и бурых водорослей содержат дополнительные фотосинтетические пигменты. Они «маскируют» хлорофиллы и придают хлоропластам темно-красных водорослей характерный красный или бурый цвет.

Клетки большинства водорослей содержат крупные вакуоли и ограничены клеточной стенкой, основным компонентом которой обычно является целлюлоза. Для подвижных одноклеточных водорослей характерно наличие *светочувствительного глазка*. Благодаря ему и органоидам движения эти водоросли могут перемещаться в участки водоема с оптимальными для протекания фотосинтеза условиями освещения. В клетках гетеротрофных протистов отсутствуют клеточная стенка, пластиды и светочувствительный глазок.

Обобщенная информация об особенностях строения клеток прокариот и эукариот представлена в таблице 7.



Таблица 7. Сравнительная характеристика клеток представителей различных царств

Клеточные структуры и процессы	Бактерии	Протисты	Растения	Грибы	Животные
Поверхностный аппарат	1. Плазмалемма 2. Клеточная стенка 3. У некоторых — наружная мембрана и (или) капсула	1. Плазмалемма 2. У большинства водорослей клеточная стенка (обычно содержит целлюлозу)	1. Плазмалемма 2. Клеточная стенка (содержит целлюлозу)	1. Плазмалемма 2. Клеточная стенка (содержит хитин)	1. Плазмалемма с гликокаликсом
Ядро	Отсутствует	Имеется	Имеется	Имеется	Имеется
Хранение наследственной информации	Кольцевая молекула ДНК — бактериальная хромосома, плазмиды	Несколько (или много) линейных молекул ДНК — хромосом			
Резервный углевод	Различные	Различные	Крахмал	Гликоген	Гликоген
Цитоскелет	Имеется	Имеется	Имеется	Имеется	Имеется
Эндоцитоз	Не открыт	Имеется	Имеется	Имеется	Имеется
Движение цитоплазмы	Не обнаружено	Имеется	Имеется	Имеется	Имеется
Одно-мембранные органоиды	Отсутствуют	Имеются	Имеются	Имеются	Имеются (не характерны вакуоли)
Двумембранные органоиды	Отсутствуют	Митохондрии, а у водорослей и пластиды	Митохондрии и пластиды	Митохондрии	Митохондрии
Рибосомы	Имеются, меньшие, чем у эукариот	Имеются	Имеются	Имеются	Имеются
Центриоли	Отсутствуют	Имеются у многих	У большинства отсутствуют	У большинства отсутствуют	Имеются



Прокариотами являются бактерии. Их клетки не имеют ядра и мембранных органоидов. Каждая прокариотическая клетка ограничена цитоплазматической мембраной и клеточной стенкой. Для клеток некоторых прокариот характерно наличие слизистой капсулы, ворсинок и органоидов движения — жгутиков. Непосредственно в цитоплазме прокариотической клетки расположена кольцевая молекула ДНК — бактериальная хромосома. В клетках большинства бактерий имеются также небольшие кольцевые молекулы ДНК — плазмиды. Клетки всех прокариот содержат рибосомы.

К эукариотам относятся представители четырех царств: Растения, Животные, Грибы и Протисты. Их клетки устроены сходным образом: они имеют ядро и цитоплазму с различными мембранными и немембранными органоидами. Однако между клетками организмов разных царств имеются отличия, связанные с особенностями строения поверхностного аппарата, наличием или отсутствием вакуолей, пластид и центриолей. В разных эукариотических клетках запасаются различные резервные углеводы.



1. Какие из перечисленных структур имеются в бактериальной клетке? Цитоплазматическая мембрана, ядро, цитоплазма, мембранные органоиды, немембранные органоиды.
2. Каково строение поверхностного аппарата клеток прокариот? Какие функции выполняют слизистые капсулы? Ворсинки? Жгутики?
3. Что представляет собой бактериальная хромосома? Плазмиды?
4. Каково строение клеточной стенки растений? Чем отличаются животная и растительная клетки?
5. Каковы особенности строения клеток протистов?
- 6*. Сравните клетки бактерий, протистов, грибов, растений и животных по различным критериям. Укажите черты сходства и различия между ними.
- 7*. Сравните строение двумембранных органоидов (митохондрий, хлоропластов) и бактериальных клеток. Какие черты сходства обнаруживаются? Чем они могут объясняться?
- 8*. В клетках прокариот отсутствуют мембранные органоиды, например митохондрии, пластиды, комплекс Гольджи, эндоплазматическая сеть. Как вы думаете, как прокариотические клетки могут функционировать без этих органоидов? Почему прокариоты не могут «обойтись» без рибосом?

§ 16. Клеточный цикл. Репликация ДНК

Клеточный цикл. Все новые клетки образуются путем деления уже существующих. Этот принцип, как уже отмечалось, сформулировал Р. Вирхов еще в середине XIX в. Деление клеток обеспечивает непрерывность существования жизни на нашей планете. Именно благодаря ему

осуществляются различные способы бесполого и полового размножения организмов. В основе процессов роста, регенерации и индивидуального развития многоклеточных организмов также лежит деление клеток.

Период существования клетки от момента ее образования из материнской клетки до собственного деления (включая это деление) или гибели называется **клеточным циклом**.

Продолжительность клеточного цикла у разных организмов и различных клеток в составе одного организма варьирует. Так, у бактерий в благоприятных условиях он длится примерно 20 мин. Короткие клеточные циклы (30—60 мин) характерны для бластомеров рыб и земноводных на этапе дробления, в то время как у млекопитающих промежутки времени между делениями бластомеров может достигать 10 ч и более. У взрослых мышей клетки кишечного эпителия делятся каждые 11—22 ч, а роговицы глаза — приблизительно один раз в трое суток. Для регулярно делящихся клеток многоклеточных организмов длительность клеточного цикла обычно составляет 12—36 ч.

Клеточный цикл состоит из интерфазы и деления клетки (рис. 49). **Интерфаза** — это часть клеточного цикла между двумя последовательными делениями. Как правило, она занимает больше времени, чем само деление. Рассмотрим основные периоды интерфазы на примере эукариотической клетки.

Пресинтетический, или G_1 -период (от англ. *gap* — промежуток), начинается с момента образования новой клетки в результате деления материнской. Обычно это самый длительный период интерфазы и клеточного цикла в целом. В течение G_1 -периода молодая клетка интенсивно растет, в ней увеличивается количество органоидов и синтезируются различные соединения, необходимые для протекания процессов жизнедеятельности. В том числе образуются вещества, которые будут нужны для последующего удвоения молекул ДНК.

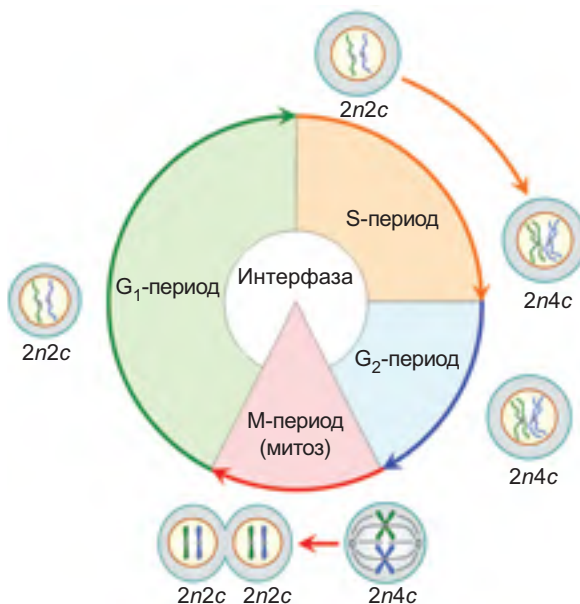


Рис. 49. Основные периоды клеточного цикла

Вы уже знаете, что набор хромосом обозначают как n : например, $1n$ — гаплоидный набор, $2n$ — диплоидный. Набор молекул ДНК в клетках принято записывать с помощью буквы c . Из § 14 вам известно, что каждая хроматида содержит одну молекулу ДНК, т. е. количество молекул ДНК и хроматид в составе хромосом всегда совпадает. Таким образом, записи типа $1c$, $2c$, $4c$ отражают содержание в клетках не только молекул ДНК, но и соответствующих хроматид.

В пресинтетическом периоде каждая хромосома состоит из одной хроматиды. Следовательно, в G_1 -периоде число хромосом (n) и хроматид (c) в клетке одинаковое. Набор хромосом и хроматид диплоидной клетки в G_1 -периоде клеточного цикла можно выразить записью $2n2c$.

В синтетическом, или **S-периоде** (от англ. *synthesis* — синтез), происходит удвоение молекул ДНК — **репликация**, а также удвоение центриолей клеточного центра (в тех клетках, где он имеется). После завершения репликации каждая хромосома состоит уже из двух идентичных сестринских хроматид, которые соединены друг с другом в области центромеры. Количество хроматид в каждой паре гомологичных хромосом становится равным четырем. Таким образом, набор хромосом и хроматид диплоидной клетки в конце S-периода (т. е. после репликации) выражается записью $2n4c$.

Постсинтетический, или **G_2 -период**, продолжается от окончания синтеза ДНК (репликации) до начала деления клетки. В это время клетка активно запасает энергию и синтезирует белки для предстоящего деления (например, белок *тубулин* для построения микротрубочек, образующих впоследствии веретено деления). В течение всего G_2 -периода набор хромосом и хроматид в клетке остается неизменным — $2n4c$.

Итак, интерфаза обычно включает три периода: пресинтетический (G_1), синтетический (S) и постсинтетический (G_2) (табл. 8). На протяжении всей интерфазы хромосомы не спирализованы. Они располагаются в ядре клетки в виде хроматина.

После завершения интерфазы начинается деление клетки. Основным способом деления клеток эукариот является **митоз**, поэтому данный этап клеточного цикла обозначают как **M-период**. При митозе происходит спирализация хроматина. Это приводит к формированию компактных двуххроматидных хромосом. После этого сестринские хроматиды каждой хромосомы отделяются друг от друга и затем попадают в разные дочерние клетки. Значит, дочерние клетки, образовавшиеся в результате митоза и вступающие в новый клеточный цикл, имеют набор $2n2c$.

Таблица 8. Основные периоды клеточного цикла

Период		Содержание наследственного материала в диплоидной клетке	Краткая характеристика
Интерфаза	Пресинтетический (G_1)	$2n2c$	Рост клетки, образование органоидов, подготовка к репликации
	Синтетический (S)	$2n2c$ (в начале) → → $2n4c$ (в конце)	Репликация ДНК, удвоение центриолей клеточного центра
	Постсинтетический (G_2)	$2n4c$	Завершение подготовки к делению
Митоз (M)		$2n4c$ (в материнской клетке) → → $2n2c$ (в каждой дочерней клетке)	Деление клетки на две дочерние

Некоторые клетки многоклеточных организмов, образовавшиеся при митозе, проходят далее G_1 -, S- и G_2 -периоды интерфазы и снова вступают в митоз. Это характерно, например, для клеток покровных эпителиев (росткового слоя эпидермиса кожи, эпителия желудочно-кишечного тракта и др.), красного костного мозга, образовательных тканей растений.

В отличие от них многие клетки после прохождения части G_1 -периода вступают в так называемый **период покоя**, или **G_0 -период**. Клетки, находящиеся в G_0 -периоде, выполняют свои функции в организме, однако в них не происходит подготовка к репликации. Это свойственно, прежде всего, высокоспециализированным клеткам — нейронам, клеткам сердечной мышцы, хрусталика глаза и др. Такие клетки, как правило, навсегда утрачивают способность к делению.

Однако некоторые клетки, пребывающие в G_0 -периоде (например, клетки печени, эндокринных желез, лейкоциты), сохраняют способность к выходу из периода покоя, продолжению клеточного цикла и последующему делению. Такое явление наблюдается, например, при повреждении органа, в состав которого данные клетки входят.

Репликация ДНК. Вспомним, что удвоение молекул ДНК, которое осуществляется в синтетическом (S) периоде клеточного цикла, называется **репликацией**. В осуществлении репликации ДНК принимает участие целый комплекс ферментов. Сначала с помощью особых ферментов происходит раскручивание исходной материнской молекулы ДНК и разъединение двух ее цепей за счет разрыва водородных связей между комплементарными азотистыми основаниями.

После этого с разошедшимися цепями связываются молекулы *ДНК-полимеразы* — главного фермента репликации. Молекулы ДНК-полимеразы начинают двигаться вдоль материнских цепей, используя их в качестве матриц для построения из нуклеотидов новых дочерних цепей (рис. 50). При этом нуклеотиды включаются в растущие дочерние цепи ДНК по принципу комплементарности. Например, если участок материнской цепи ДНК содержит последовательность нуклеотидов ГТАЦАГ, то в соответствующем ему участке дочерней цепи нуклеотиды будут располагаться следующим образом: ЦАТГТЦ. В связи с этим репликацию относят к **реакциям матричного синтеза**.

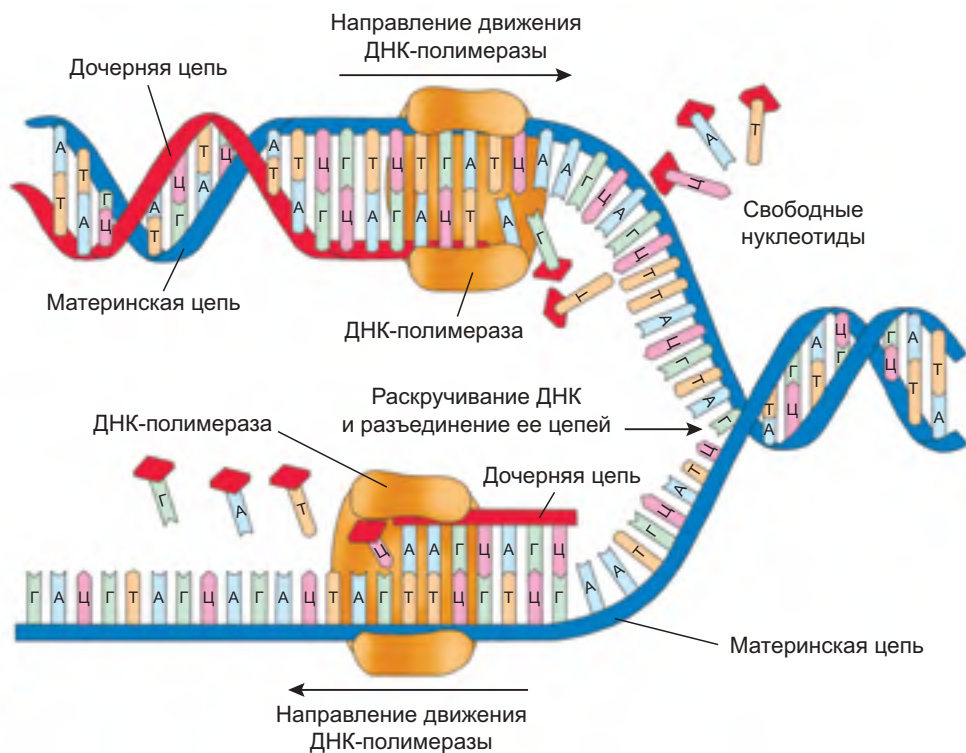


Рис. 50. Схема процесса репликации ДНК

В результате репликации образуются две молекулы ДНК, идентичные друг другу и исходной материнской молекуле. В состав каждой из них входит одна цепь материнской молекулы ДНК и одна вновь синтезированная дочерняя цепь.



Период жизни клетки с момента ее образования из материнской клетки до деления (включая это деление) или гибели называется клеточным циклом. Он состоит из интерфазы и деления клетки. Интерфаза (часть клеточного цикла между делениями) обычно включает три периода. В G_1 -периоде клетка растет и готовится к репликации, в S-периоде происходит репликация, в G_2 -периоде завершается подготовка к делению. Репликация ДНК происходит с участием разных ферментов, важнейшим из которых является ДНК-полимераза. Матрицами для синтеза дочерних цепей ДНК служат обе цепи материнской молекулы, т. е. репликация является реакцией матричного синтеза. В результате репликации образуются две идентичные молекулы ДНК. В состав каждой из них входит одна цепь исходной материнской молекулы и одна вновь синтезированная дочерняя цепь.



1. Что такое клеточный цикл?
2. Охарактеризуйте основные периоды клеточного цикла по плану: 1) название и сокращенное обозначение; 2) происходящие процессы; 3) содержание генетического материала в клетке.
3. Что представляет собой G_0 -период? Какие клетки в него вступают? Все ли клетки, вступающие в период покоя, навсегда утрачивают способность к делению? Ответ поясните.
4. Что такое репликация ДНК? Каким образом осуществляется этот процесс?
5. Почему репликацию ДНК относят к реакциям матричного синтеза?
- 6*. Одинаковы ли молекулы ДНК, входящие в состав гомологичных хромосом? В состав сестринских хроматид? Почему?
- 7*. В многоклеточных организмах имеются так называемые стволовые клетки. Они являются первичными клетками, из которых в начале эмбрионального развития формируются органы зародыша, и на протяжении всей жизни сохраняют способность к делению. Раньше считалось, что стволовые клетки есть только у эмбрионов, теперь же они выявлены почти во всех органах взрослых людей. В 1999 г. журнал «Science» признал открытие стволовых клеток важнейшим научным событием в биологии. Каковы перспективы использования стволовых клеток?

§ 17. Митоз. Амитоз

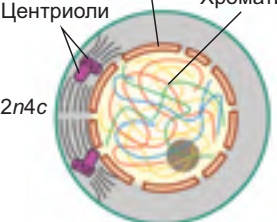
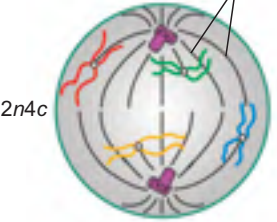
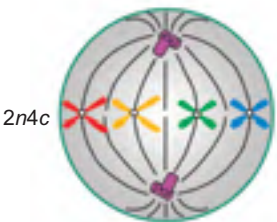
Как вы знаете, бактерии размножаются путем простого деления надвое. Перед этим происходит репликация единственной бактериальной хромосомы — кольцевой молекулы ДНК. В результате последующего деления в каждой из двух дочерних клеток оказывается по одной хромосоме.



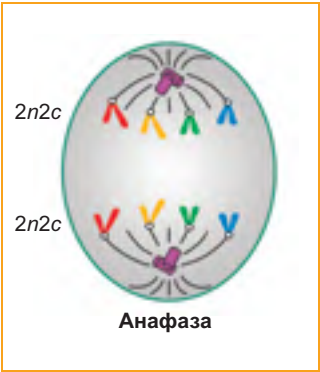
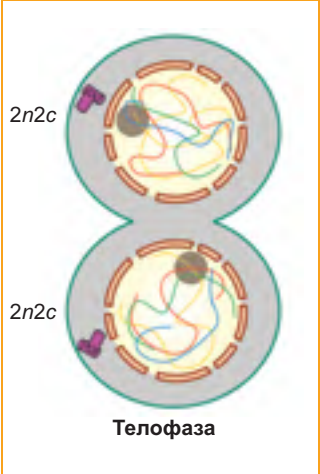
Эукариотические клетки, в отличие от прокариотических, имеют более сложную организацию. Поэтому для них характерны другие способы деления: митоз, амитоз, мейоз.

Митоз — основной способ деления клеток эукариот, в результате которого из одной материнской клетки образуются *две дочерние с таким же набором хромосом, как и в материнской клетке*. Продолжительность митоза в среднем составляет 1—2 ч. Это непрерывный процесс, но для удобства его разделяют на несколько фаз. Митозом могут делиться клетки с различными наборами хромосом — гаплоидные ($1n$), диплоидные ($2n$), триплоидные ($3n$) и т. д. Рассмотрим процесс митотического деления на примере диплоидной клетки (табл. 9).

Таблица 9. Митоз

Схема	Фаза и процессы, происходящие в ней
Ядерная оболочка Центриоли Хроматин $2n4c$  Ранняя профаза Нити веретена деления $2n4c$  Поздняя профаза	Профаза. В ядре клетки начинается спирализация хроматина, что постепенно приводит к формированию хромосом. Каждая из них состоит из двух сестринских хроматид, соединенных в области центромеры. По мере формирования хромосом исчезают ядрышки. Оболочка ядра распадается на мелкие фрагменты. Частично спирализованные хромосомы оказываются в гиалоплазме, располагаясь в ней беспорядочно (хаотически). Набор хромосом и хроматид в клетке можно выразить записью $2n4c$. Во время профазы два клеточных центра (удвоение этого органоида, как вы знаете, произошло в S-периоде интерфазы) инициируют образование микротрубочек. Из них начинает формироваться <i>веретено деления</i>. В процессе его образования centrioles попарно расходятся к противоположным полюсам клетки. Нити веретена деления (микротрубочки) прикрепляются к центромерам хромосом и способствуют их перемещению в экваториальную плоскость клетки. В клетках, не имеющих клеточного центра (что характерно, например, для большинства растений), веретено деления формируется без участия centrioles
$2n4c$  Метафаза	Метафаза. Завершается формирование веретена деления. Хромосомы достигают максимальной спирализации и располагаются в центральной части клетки, примерно на равном расстоянии от полюсов. При этом их центромеры находятся в экваториальной плоскости клетки. С помощью нитей веретена деления центромера каждой хромосомы связана с двумя противоположными полюсами клетки

Продолжение

 2n2c 2n2c Анафаза	Анафаза. Центромера каждой хромосомы разделяется надвое, и сестринские хроматиды отделяются друг от друга. С этого момента их называют дочерними хромосомами. Нити веретена деления, прикрепленные к центромерам, укорачиваются, и дочерние хромосомы расходятся к противоположным полюсам клетки. В конце анафазы у каждого полюса клетки оказывается идентичный набор дочерних хромосом (молекул ДНК) — $2n2c$
 2n2c 2n2c Телофаза	Телофаза. Нити веретена деления постепенно разрушаются. Вблизи каждого полюса клетки происходит деспирализация (раскручивание) дочерних хромосом с образованием хроматина. Одновременно с этим вокруг деспирализующихся хромосом формируются оболочки двух новых ядер. Далее в образовавшихся ядрах возникают ядрышки, и начинается разделение клетки на две дочерние. В экваториальной плоскости клеток животных компоненты цитоскелета формируют <i>кольцевую перетяжку</i>. Она углубляется, пока не произойдет полное разделение двух дочерних клеток. Клетки растений в связи с наличием жесткой клеточной стенки делятся иначе. В экваториальной плоскости растительной клетки из содержимого пузырьков комплекса Гольджи образуется так называемая <i>срединная пластинка</i>, которая и отделяет дочерние клетки друг от друга



Запомнить последовательность фаз митотического деления клетки поможет фраза «ПРОфессор МЕТнул АНАнас в ТЕЛефон» или слово «ПриМАТ».

Как уже отмечалось, при митозе образуются две дочерние клетки с одинаковым набором хромосом — таким же, как в исходной материнской клетке, вступавшей в митоз. Отличие заключается лишь в том, что каждая хромосома дочерней клетки, вступающей в интерфазу нового клеточного цикла, до репликации представлена не двумя идентичными хроматидами, а одной.

Биологическое значение митоза. В ходе митоза молекулы ДНК, которые содержались в ядре материнской клетки, точно и равномерно распределяются между дочерними. Следовательно, две новые клетки получают одинаковую наследственную информацию и оказываются генетически

идентичными друг другу и материнской клетке. Таким образом, митотическое деление обеспечивает точную передачу генетической информации в ряду поколений клеток и обуславливает поддержание постоянного числа хромосом.

Благодаря митозу в многоклеточном организме происходит увеличение количества клеток. Это лежит в основе роста и развития всех многоклеточных организмов, а также обеспечивает процессы регенерации — восстановления поврежденных тканей и органов. Бесполое размножение многих организмов (деление одноклеточных протистов, почкование кишечнорастворимых, вегетативное размножение растений и т. д.) также обусловлено митотическим делением клеток.

Амитоз. При амитозе в клетке не формируется веретено деления, в ее ядре не происходит спирализация хроматина, сохраняются ядрышки и ядерная оболочка. Оставаясь в состоянии, характерном для интерфазы, ядро делится надвое перетяжкой. При этом молекулы ДНК (хромосомы) распределяются между дочерними ядрами неравномерно, случайным образом. В ряде случаев амитотическое деление ядра не сопровождается последующим разделением клетки на две дочерние. Это приводит к появлению двуядерных и даже многоядерных клеток. Если же дочерние клетки все-таки образуются, то клеточные компоненты, как и ДНК, распределяются между ними случайно и неравномерно.

Амитоз — сравнительно редкое явление. Этим способом делится, например, большое ядро инфузорий. У многоклеточных организмов амитоз наблюдается при различных патологических процессах (рост опухолей, воспаление и др.), а также в стареющих, обреченных на гибель клетках. Как правило, клетки, возникшие в результате амитоза, теряют способность вступать в нормальный клеточный цикл и в дальнейшем делиться митозом.



Митоз — основной способ деления клеток эукариот, в результате которого из одной материнской клетки образуются две дочерние с таким же набором хромосом. У многоклеточных организмов митотическое деление клеток обеспечивает процессы роста, развития и регенерации. В основе бесполого размножения многих организмов также лежит митоз. При амитозе ядро клетки делится перетяжкой, молекулы ДНК распределяются между дочерними ядрами неравномерно и часто не происходит деления клетки на две дочерние.



1. Какие способы деления характерны для клеток прокариот? Для эукариотических клеток?

Амитоз, митоз, мейоз, простое деление надвое.

2. Что такое митоз? Охарактеризуйте фазы митоза.

3. В связи с чем дочерние клетки, образовавшиеся в результате митоза, получают одинаковую наследственную информацию? В чем заключается биологическое значение митоза?

4. Установите соответствие между соматическими клетками человека, находящимися в различных периодах интерфазы и митоза, и количеством хромосом и хроматид в этих клетках.

1) G_1 -период

2) G_2 -период

3) Профаза

4) Метафаза

5) У каждого полюса клетки в конце анафазы

6) В каждой дочерней клетке в конце телофазы

а) 23 хромосомы, 23 хроматиды

б) 23 хромосомы, 46 хроматид

в) 46 хромосом, 46 хроматид

г) 46 хромосом, 92 хроматиды

5*. В чем заключаются различия между митозом и амитозом? Как вы думаете, почему митоз называют непрямым делением клетки, а амитоз — прямым?

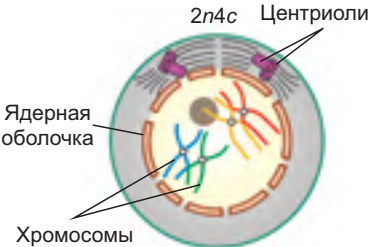
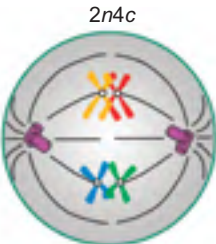
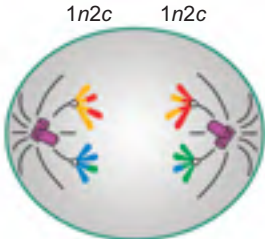
6*. В ядре неделящейся клетки наследственный материал (ДНК) находится в виде аморфного рассредоточенного вещества — хроматина. Перед делением хроматин спирализуется и образует компактные структуры — хромосомы, а после деления возвращается в исходное состояние. Для чего клетки совершают такие сложные видоизменения своего наследственного материала?

§ 18. Мейоз

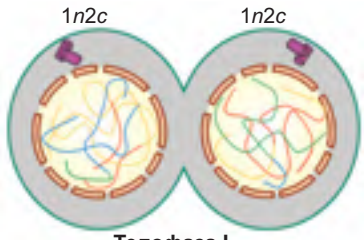
Мейоз — особый способ деления эукариотических клеток, в результате которого из одной материнской клетки образуются *четыре дочерние с уменьшенным в 2 раза набором хромосом*. Если в мейоз вступает диплоидная клетка ($2n4c$), то образуются четыре гаплоидные клетки ($1n1c$). Клетки с гаплоидным набором хромосом не способны делиться мейозом.

Мейоз представляет собой два последовательных деления — мейоз I и мейоз II. Важно отметить, что репликация ДНК предшествует только первому мейотическому делению. Между мейозом I и мейозом II удвоения ДНК не происходит. Каждое из двух делений обычно включает профазу, метафазу, анафазу и телофазу. Рассмотрим процесс мейотического деления диплоидной клетки. Первое деление мейоза осуществляется следующим образом (табл. 10, с. 96).

Таблица 10. Первое деление мейоза (мейоз I)

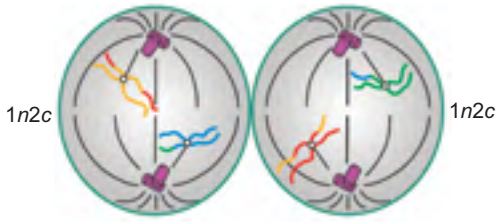
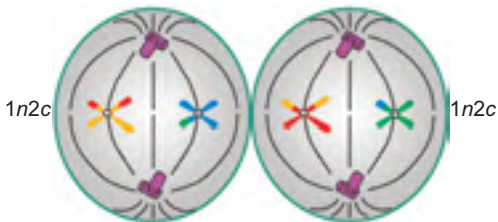
Схема	Фаза и процессы, происходящие в ней
 2n4c Центриоли Ядерная оболочка Хромосомы Профаза I	Профаза I. В ядре начинается спирализация хроматина. Постепенно формируются двуххроматидные хромосомы. Набор хромосом и хроматид в клетке выражается записью $2n4c$. Гомологичные хромосомы попарно сближаются и соединяются друг с другом. Этот процесс называется <i>конъюгацией</i> гомологичных хромосом. Между хроматидами гомологичных хромосом может происходить обмен соответствующими участками — <i>кроссинговер</i>. Одновременно с этим в клетке начинается образование веретена деления. К концу профазы I исчезают ядрышки и распадается ядерная оболочка
 2n4c Метафаза I	Метафаза I. Завершается формирование веретена деления. Спирализация хромосом достигает максимума. Пары гомологичных хромосом, соединенных друг с другом, располагаются в центральной части клетки. При этом нити веретена деления, идущие от противоположных полюсов клетки, прикреплены к центромерам разных гомологичных хромосом. Таким образом, в каждой паре одна из хромосом оказывается связанной с одним полюсом клетки, а другая — с противоположным
 1n2c 1n2c Анафаза I	Анафаза I. В отличие от митоза центромеры хромосом не разделяются надвое. Поэтому нити веретена деления растягивают к противоположным полюсам клетки не сестринские хроматиды, как при митозе, а гомологичные хромосомы. Следовательно, диплоидный набор $2n4c$ разделяется на два гаплоидных набора, которые впоследствии попадут в разные дочерние клетки. Каждая хромосома состоит из двух хроматид, которые в результате кроссинговера уже не идентичны друг другу. Таким образом, в конце анафазы I набор хромосом и хроматид у каждого полюса делящейся клетки составляет $1n2c$

Продолжение

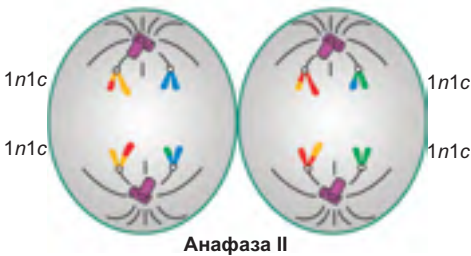
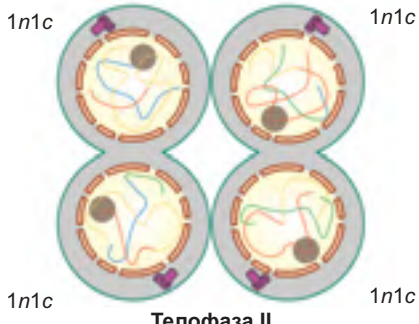
Схема	Фаза и процессы, происходящие в ней
 Телофаза I	Телофаза I. Веретено деления разрушается. Происходит деспирализация хромосом и формирование двух ядер. Далее клетка разделяется на две дочерние. Они имеют гаплоидный набор хромосом, каждая хромосома состоит из двух хроматид ($1n2c$)

Промежуток времени между первым и вторым делениями мейоза обычно очень короткий. В этот период, как уже отмечалось, не осуществляется репликация ДНК. Каждая из двух клеток, образовавшихся в результате мейоза I, вступает в мейоз II. Это деление протекает аналогично митозу (табл. 11).

Таблица 11. Второе деление мейоза (мейоз II)

Схема	Фаза и процессы, происходящие в ней
 Профаза II	Профаза II. В результате спирализации хроматина формируются двуххроматидные хромосомы (набор $1n2c$). В это же время начинается образование веретена деления. После распада ядерной оболочки отдельные хромосомы беспорядочно располагаются в гиалоплазме
 Метафаза II	Метафаза II. Завершается формирование веретена деления. Хромосомы, достигшие максимальной спирализации, выстраиваются в центральной части клетки. Нити веретена деления связывают центромеру каждой хромосомы с двумя противоположными полюсами

Продолжение

Схема	Фаза и процессы, происходящие в ней
 Анафаза II	Анафаза II. Происходит разделение центромер. Сестринские хроматиды (теперь уже дочерние хромосомы) растягиваются к разным полюсам клетки. В конце анафазы II набор хромосом и хроматид у каждого полюса составляет $1n1c$
 Телофаза II	Телофаза II. Хромосомы деспирализуются, формируются ядра, и происходит разделение клеток. При этом образуются четыре дочерние клетки, имеющие набор $1n1c$

Таким образом, в результате первого деления мейоза исходная материнская клетка ($2n4c$) разделилась на две дочерние. Набор хромосом в этих клетках уже уменьшился вдвое, однако каждая хромосома все еще представлена двумя хроматидами ($1n2c$). Второе деление, протекающее по типу митоза, сопровождается расхождением сестринских хроматид. Поэтому итогом второго деления является образование четырех гаплоидных клеток с однохроматидными хромосомами ($1n1c$).



Мейоз — более длительный процесс, чем митоз. Например, у ржи он протекает более 2 сут, у репчатого лука — около 4 сут. Мейотическое деление клеток мыши занимает примерно неделю. Мейоз, протекающий при образовании сперматозоидов человека, длится приблизительно 25 дней. Самой продолжительной стадией мейоза является профазы I.

Биологическое значение мейоза. У животных и человека путем мейоза образуются гаметы — гаплоидные половые клетки. В результате последующего оплодотворения формируется зигота с двойным набором хромосом, из которой развивается новый организм. Он является диплоидным, как и его родители, а значит, сохраняет свойственный данному виду организмов

кариотип. Без мейоза, приводящего к уменьшению набора хромосом в 2 раза, половое размножение сопровождалось бы удвоением числа хромосом в каждом новом поколении. У растений, многих водорослей и грибов мейоз приводит к формированию спор, с помощью которых осуществляется бесполое размножение.

Кроссинговер, происходящий в профазе I, приводит к рекомбинации наследственного материала между гомологичными хромосомами. В анафазе I гомологичные хромосомы каждой пары случайным образом, независимо от других пар, расходятся к разным полюсам клетки. В анафазе II то же самое происходит с сестринскими хроматидами. Все эти процессы являются важными источниками *комбинативной изменчивости* (будет рассмотрена подробно в главе 6), обеспечивающей появление разнообразного потомства как при половом размножении, так и при размножении спорами.

Место мейоза и оплодотворения в жизненном цикле организмов. Большинству видов эукариотических организмов свойственно половое размножение. При этом в жизненном цикле происходит чередование гаплоидных ($1n$) и диплоидных ($2n$) стадий развития — *смена ядерных фаз*.

Ключевую роль в смене ядерных фаз играют такие процессы, как *мейоз* и *оплодотворение*. Благодаря мейозу осуществляется переход из диплоидной фазы в гаплоидную. Восстановление диплоидного набора хромосом происходит в результате оплодотворения. В циклах развития длительность гаплоидной и диплоидной фаз у разных групп организмов может существенно различаться.

Например, у некоторых водорослей (хламидомонада и др.) и многих грибов все стадии жизненного цикла гаплоидны, за исключением зиготы (рис. 51, а). Первое деление диплоидной

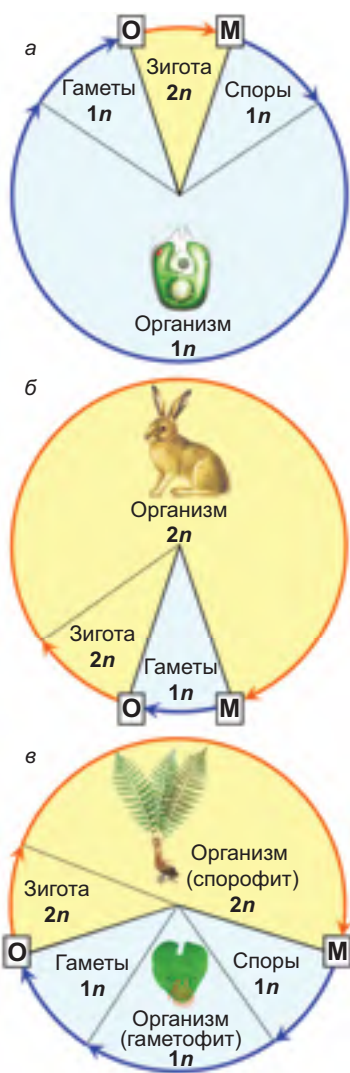


Рис. 51. Схемы жизненных циклов с различной продолжительностью гаплоидной и диплоидной фаз: а — цикл развития хламидомонады; б — млекопитающего; в — папоротника. М — мейоз, О — оплодотворение

зиготы, возникшей в результате оплодотворения, осуществляется путем мейоза. Из образовавшихся гаплоидных клеток — спор — развиваются организмы, имеющие набор хромосом $1n$. Образование гамет у таких организмов происходит за счет митоза. Далее гаметы попарно сливаются, в зиготе восстанавливается диплоидный набор хромосом, и цикл замыкается.

Для животных, наоборот, характерен жизненный цикл, в котором все стадии развития диплоидны, и лишь половые клетки имеют гаплоидный набор хромосом (рис. 51, б). Мейоз у животных непосредственно предшествует образованию гамет. Гаметы вскоре сливаются, и из зиготы развивается особь с диплоидным набором хромосом.

У растений в цикле развития закономерно сменяют друг друга два поколения организмов: гаплоидное — *гаметофит* и диплоидное — *спорофит* (рис. 51, в). Гаметофит — это половое поколение, образующее гаметы путем митоза. После оплодотворения из зиготы, имеющей двойной набор хромосом, развивается диплоидный спорофит — бесполое поколение. Спорофит путем мейоза формирует споры, имеющие набор $1n$. Из этих спор далее развиваются гаплоидные гаметофиты.

Диплоидный набор хромосом в сравнении с гаплоидным обеспечивает более надежное сохранение наследственной информации. Из курса биологии 10-го класса вы знаете, что организмы, имеющие двойной набор хромосом, способны лучше адаптироваться к меняющимся условиям среды, чем гаплоидные. Поэтому в процессе эволюции, при переходе от примитивных форм жизни к более совершенным, степень развития гаплоидной фазы и ее продолжительность в жизненном цикле организмов уменьшалась, а диплоидной, наоборот, возрастала.



Мейоз — особый способ деления клеток эукариот, в результате которого из одной материнской клетки образуются четыре дочерние с уменьшенным в 2 раза набором хромосом. Мейоз препятствует удвоению числа хромосом при половом размножении. Кроссинговер, протекающий в профазе I, независимое расхождение гомологичных хромосом в анафазе I и сестринских хроматид в анафазе II служат важными источниками комбинативной изменчивости организмов. Мейоз и оплодотворение обеспечивают смену ядерных фаз в жизненном цикле организмов, которым свойственно половое размножение.



1. Сколько дочерних клеток и с каким набором хромосом образуется из одной диплоидной клетки в результате: а) митоза; б) мейоза?

Две гаплоидные, две диплоидные, четыре гаплоидные, четыре диплоидные.

2. Что представляет собой конъюгация хромосом? В какой фазе мейоза происходит кроссинговер? Какое значение имеет этот процесс?

3. Какие события, протекающие в мейозе, обеспечивают уменьшение вдвое набора хромосом в дочерних клетках?

4. В чем заключается биологическое значение мейоза?

5*. Сравните митоз и мейоз, выявите черты сходства и различия. В чем заключается главное отличие мейоза от митоза?

6*. Как вы считаете, почему мейоз характерен только для тех видов живых организмов, которым свойственно половое размножение? Какую роль в жизненном цикле этих организмов играет процесс оплодотворения?

§ 19. Строение и образование половых клеток

Как уже отмечалось, большая часть видов эукариот обладает способностью к половому размножению. Вам также известно, что специализированные клетки, обеспечивающие половое размножение организмов, называются **половыми клетками** или **гаметами**. Их слияние (за исключением случаев партеногенеза) приводит к образованию зиготы, из которой в дальнейшем развивается новая особь.

Для большинства организмов, кроме некоторых протистов и грибов, характерно образование гамет двух типов — мужских и женских. Они существенно отличаются по размерам, строению и физиологическим свойствам. Мужские половые клетки обычно значительно меньше женских и обладают подвижностью — это *сперматозоиды*. У семенных растений мужские гаметы — *спермии* — неподвижны. Женские половые клетки называются *яйцеклетками*.

Гаметогенез — процесс образования половых клеток — у многоклеточных организмов, как правило, протекает в специальных органах. Например, у животных, за исключением самых примитивных (например, кишечнополостных), гаметогенез осуществляется в половых железах. Мужские половые железы называются *семенниками*, женские — *яичниками*.

Строение половых клеток. Рассмотрим особенности строения гамет на примере типичных половых клеток животных — сперматозоида и яйцеклетки.

Сперматозоиды животных обычно состоят из головки, шейки, средней части и жгутика (хвоста), обеспечивающего активное передвижение (рис. 52). В головке

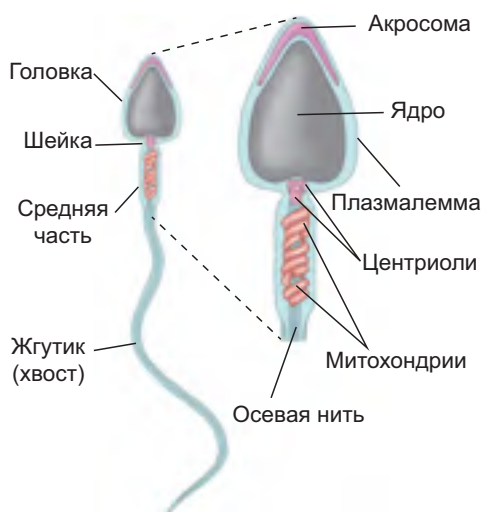


Рис. 52. Схема строения сперматозоида

находится ядро, перед ним располагается *акросома* — особый мембранный пузырек. Он содержит ферменты, растворяющие оболочки яйцеклетки при оплодотворении. В узкой шейке сперматозоида находятся две центриоли. От одной из них берет начало подвижная *осевая нить* жгутика, образованная микротрубочками. Начальный отдел осевой нити, проходящий через несколько расширенную среднюю часть сперматозоида, окружен митохондриями. Они вырабатывают АТФ, необходимую для движения жгутика.

Таким образом, сперматозоид лишен запаса питательных веществ и содержит минимальное количество внутриклеточных структур, обеспечивающих его подвижность и способность к оплодотворению яйцеклетки. Энергию, необходимую для движения, сперматозоиды получают, прежде всего, за счет расщепления веществ, которые содержатся в окружающей их семенной жидкости.

Яйцеклетки большинства животных неподвижны и обычно имеют округлую форму (рис. 53). Женская половая клетка содержит крупное ядро и цитоплазму с различными органоидами, а также с запасом питательных веществ для развития зародыша. Как правило, яйцеклетки намного крупнее сперматозоидов и большинства соматических клеток. Так, диаметр яйцеклетки человека составляет 150—200 мкм, в то время как длина сперматозоида равна приблизительно 60 мкм при ширине головки около 3 мкм.

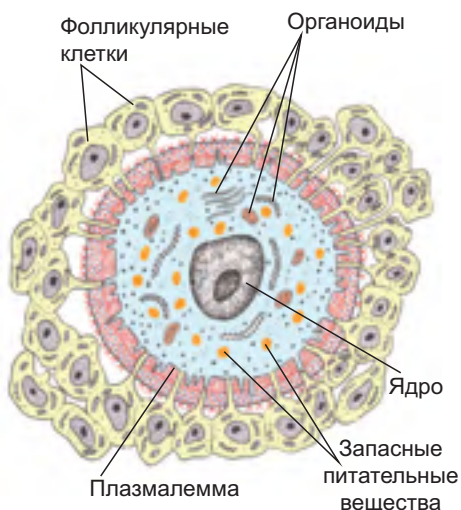


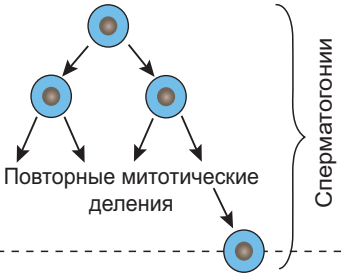
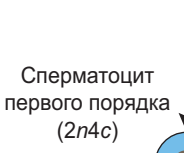
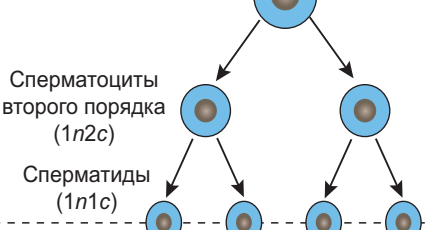
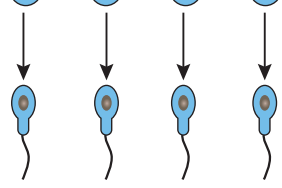
Рис. 53. Схема строения яйцеклетки

Самые крупные женские гаметы характерны для животных, зародыши которых развиваются вне материнского организма, — птиц, пресмыкающихся, земноводных, многих рыб. Например, размер яйцеклетки (икринки) лягушки равен 2 мм, лососевых рыб — 6—9 мм. У птиц диаметр яйцеклеток может достигать нескольких сантиметров. Поверх плазмалеммы яйцеклетка может быть окружена еще одной или несколькими оболочками. Они выполняют главным образом защитную функцию.

Процесс образования мужских половых клеток называется **сперматогенезом**, женских — **оогенезом**. Рассмотрим протекание сперматогенеза и оогенеза на примере млекопитающих.

Сперматогенез у млекопитающих начинается с периода полового созревания. Как вы знаете из курсов биологии 9-го и 10-го классов, образование сперматозоидов осуществляется в *извитых семенных канальцах* мужских половых желез — семенников. По мере своего развития предшественники сперматозоидов постепенно смещаются от периферических зон стенок канальцев ближе к их просветам. У человека этот процесс занимает около 75 сут, после чего сформированные сперматозоиды выходят в просвет семенного канальца. Сперматогенез включает четыре периода (табл. 12).

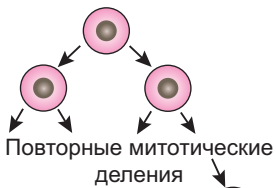
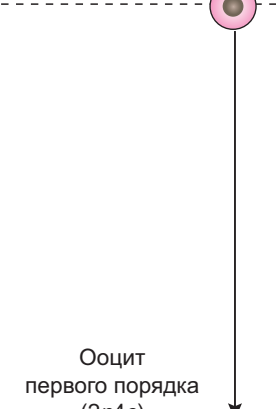
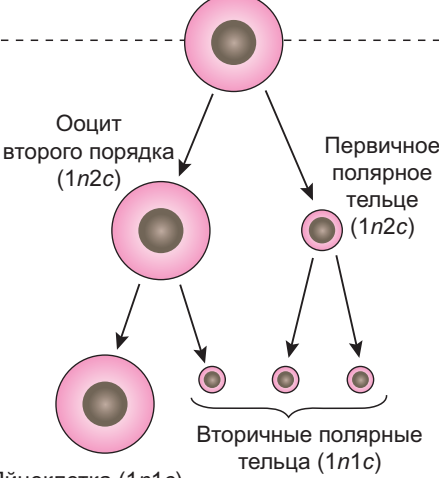
Таблица 12. Сперматогенез у млекопитающих

Период и процессы, происходящие в нем	Схема
1. Период размножения. Диплоидные предшественники мужских половых клеток — <i>сперматогонии</i> — многократно делятся митозом. Это приводит к существенному увеличению числа сперматогониев	
2. Период роста. Сперматогонии, завершившие митотические деления, начинают расти. С этого момента они называются <i>сперматоцитами первого порядка</i>. Рост сперматоцитов первого порядка не приводит к значительному увеличению их размеров	
3. Период созревания. Сперматоциты первого порядка делятся мейозом. В результате первого деления мейоза из каждого сперматоцита первого порядка образуются 2 гаплоидных <i>сперматоцита второго порядка</i>, в результате второго деления — 4 гаплоидные <i>сперматиды</i>	
4. Период формирования. Каждая сперматида превращается в <i>сперматозоид</i>. При этом меняется форма клетки, происходит образование акросомы, жгутика и других структур, характерных для зрелых мужских гамет	



Оогенез у млекопитающих начинается еще до рождения. Развитие будущих яйцеклеток происходит в яичниках, внутри особых пузырьков — *фолликулов*. В процессе оогенеза выделяют три периода (табл. 13).

Таблица 13. Оогенез у млекопитающих

Период и процессы, происходящие в нем	Схема
1. Период размножения. Во время эмбрионального развития женского организма диплоидные предшественники яйцеклеток — <i>оогонии</i> — многократно делятся путем митоза. Вследствие этого количество оогониев значительно возрастает	 Оогонии Повторные митотические деления
2. Период роста, как и предшествующий ему период размножения, происходит в ходе эмбрионального развития. После завершения митотических делений оогонии начинают увеличиваться в размерах. Теперь они называются <i>ооцитами первого порядка</i>. Их рост происходит прежде всего благодаря поступлению веществ из окружающих фолликулярных клеток и крови. В этот период масса и объем растущих клеток увеличиваются во много раз. Рост ооцитов первого порядка завершается еще до рождения, после чего они долгое время — до наступления половой зрелости — сохраняются без изменения	 Ооцит первого порядка ($2n4c$)
3. Период созревания. С наступлением половой зрелости ооциты первого порядка периодически делятся мейозом. При этом образуются неодинаковые по размеру дочерние клетки. Первое деление мейоза приводит к появлению двух гаплоидных клеток — крупного <i>ооцита второго порядка</i> и мелкой клетки, которую называют <i>первичным полярным тельцем</i>. В результате мейоза II из ооцита второго порядка образуется большая <i>яйцеклетка</i> и маленькое <i>вторичное полярное тельце</i>. Первичное полярное тельце обычно тоже делится надвое. В дальнейшем все полярные тельца погибают и разрушаются	 Ооцит второго порядка ($1n2c$) Первичное полярное тельце ($1n2c$) Яйцеклетка ($1n1c$) Вторичные полярные тельца ($1n1c$)



Мейоз, протекающий в ходе сперматогенеза, сопровождается равномерным делением цитоплазмы клеток. В результате этого из каждого сперматоцита первого порядка образуются четыре одинаковые клетки — сперматиды, которые далее преобразуются в сперматозоиды. При оогенезе деление как ооцита первого порядка (мейоз I), так и ооцита второго порядка (мейоз II) не сопровождаются равномерным распределением цитоплазмы между дочерними клетками. Отделение мелких полярных телец, которые впоследствии погибают, обеспечивает удаление избыточного наследственного материала из будущей яйцеклетки. При этом она сохраняет максимальный запас питательных веществ, необходимый для развития зародыша.



Сперматозоид состоит из головки, шейки, средней части и жгутика (хвоста). Он лишен запаса питательных веществ и имеет минимальное количество внутриклеточных структур, обеспечивающих подвижность и способность к оплодотворению яйцеклетки. Яйцеклетка — крупная, обычно неподвижная клетка, содержащая набор различных органоидов и питательные вещества для развития зародыша. У млекопитающих и других животных процессы образования мужских и женских гамет включают несколько периодов. Ключевую роль в этих процессах играет мейоз, протекающий в период созревания. При сперматогенезе мейоз приводит к образованию четырех одинаковых дочерних клеток из одной материнской. При оогенезе образуется одна крупная яйцеклетка, сохранившая запас питательных веществ, и три мелкие клетки, которые в дальнейшем погибают.



1. Какие слова пропущены в предложениях и заменены буквами (а—в)?
Неподвижные мужские гаметы семенных растений называются (а). Подвижные мужские половые клетки — это (б). Женские гаметы называются (в).
2. Как строение сперматозоида и яйцеклетки связано с функциями, которые выполняют эти клетки?
3. Сперматозоиды практически не содержат цитоплазмы и питательных веществ, однако для движения им необходимо большое количество энергии. Откуда берется эта энергия?
4. Какое максимальное количество яйцеклеток и вторичных полярных телец может сформироваться у кошки из четырех ооцитов первого порядка?
5. Какие процессы, происходящие в ходе оогенеза, обеспечивают накопление в яйцеклетках большого количества питательных веществ?
- 6*. Сравните сперматогенез и оогенез, укажите черты сходства и различия.

ПОДВЕДЕМ ИТОГИ

Строение и функционирование клеток, процессы их размножения, старения и гибели изучает цитология. Все клетки имеют единый принцип организации: их основными компонентами являются поверхностный аппарат, цитоплазма и ядро (у эукариот). Поверхностный аппарат включает цитоплазматическую мембрану и надмембранный комплекс. Цитоплазма состоит из жидкой части — гиалоплазмы и погруженных в нее цитоскелета и органоидов. Немембранными органоидами являются клеточный центр, миофибриллы и рибосомы. К одномембранным органоидам относятся эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи, лизосомы и вакуоли. Митохондрии и пластиды — это двумембранные органоиды. Ядро клетки содержит молекулы ДНК, обеспечивающие хранение и реализацию наследственной информации.

В связи с особенностями строения клеток организмы делятся на две группы — прокариоты и эукариоты. В отличие от эукариотических клетки прокариот лишены ядра и мембранных органоидов. Прокариотами являются бактерии. К эукариотам относятся растения, животные, грибы и протисты. Между клетками организмов разных царств имеются некоторые различия.

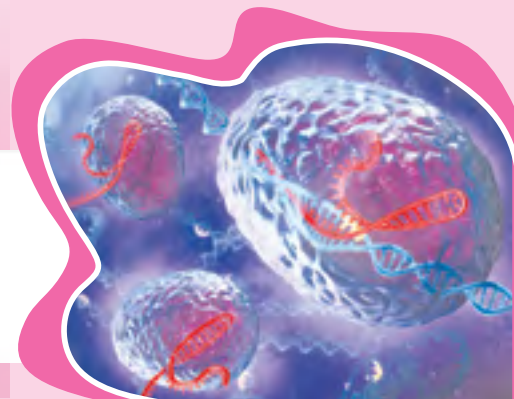
Клеточный цикл состоит из интерфазы и деления клетки. В G_1 -периоде интерфазы клетка растет и готовится к репликации, в S-периоде происходит репликация, в G_2 -периоде завершается подготовка к делению. Репликация ДНК происходит с участием фермента ДНК-полимеразы, которая использует цепи исходной материнской молекулы в качестве матриц для синтеза дочерних цепей. В результате образуются две одинаковые молекулы ДНК. Каждая из них содержит одну цепь материнской молекулы и одну вновь синтезированную дочернюю цепь.

Клетки эукариот могут делиться митозом, амитозом или мейозом. В результате митоза из материнской клетки образуются две дочерние с таким же набором хромосом, в результате мейоза — четыре дочерние с набором, уменьшенным в 2 раза. У животных мейоз играет ключевую роль в процессах сперматогенеза и оогенеза, обеспечивая образование гаплоидных гамет из исходных диплоидных клеток. При митозе и мейозе молекулы ДНК равномерно распределяются между дочерними клетками. При амитозе этого не происходит, т. к. клеточное ядро делится перетяжкой без спирализации хроматина и формирования веретена деления.

Глава

3

Обмен веществ и преобразование энергии в организме



Вам известно, что живые организмы представляют собой открытые биологические системы, которые находятся в постоянном взаимодействии с окружающей средой. Для осуществления процессов жизнедеятельности им необходимо поглощать из внешней среды определенные вещества. В организме эти вещества подвергаются химической переработке, а образовавшиеся конечные продукты выводятся в окружающую среду.

Таким образом, основой жизнедеятельности организмов является **обмен веществ**, или **метаболизм**, — совокупность процессов химического превращения веществ от момента их поступления в организм до выделения конечных продуктов. Процессы метаболизма протекают под действием ферментов.

Обмен веществ сопровождается **преобразованием энергии**. Так, расщепление питательных веществ в организме приводит к высвобождению энергии, заключенной в их химических связях. Часть этой энергии рассеивается в виде тепла (т. е. преобразуется в тепловую), другая часть запасается в виде молекул АТФ. Фотосинтезирующие организмы преобразуют поглощенную ими световую энергию в энергию химических связей органических соединений.

Вещества, образованные одними организмами, могут использоваться другими для синтеза необходимых им соединений или в качестве источника энергии. Таким образом, процессы метаболизма и преобразования энергии лежат в основе круговорота веществ и потока энергии в экосистемах. Изучению этих процессов, обеспечивающих существование как отдельных организмов, так и биосферы в целом, посвящена данная глава.

§ 20. Общая характеристика обмена веществ и преобразования энергии

Как уже отмечалось, для протекания процессов метаболизма необходимо поступление в организм из окружающей среды определенных веществ. В организме эти вещества подвергаются различным химическим превращениям. Одни из них используются для образования более сложных соединений, т. е. в качестве строительного материала. Другие вещества, наоборот, подвергаются расщеплению и окислению, в результате чего выделяется необходимая организму энергия. Таким образом, метаболизм складывается из реакций двух противоположных типов — синтеза и расщепления веществ.

Совокупность процессов расщепления сложных органических соединений до более простых веществ называется **катаболизмом**, **диссимиляцией** или **энергетическим обменом**. В результате реакций катаболизма органические соединения подвергаются не только расщеплению, но и окислению. Все это приводит к высвобождению заключенной в них энергии (рис. 54).

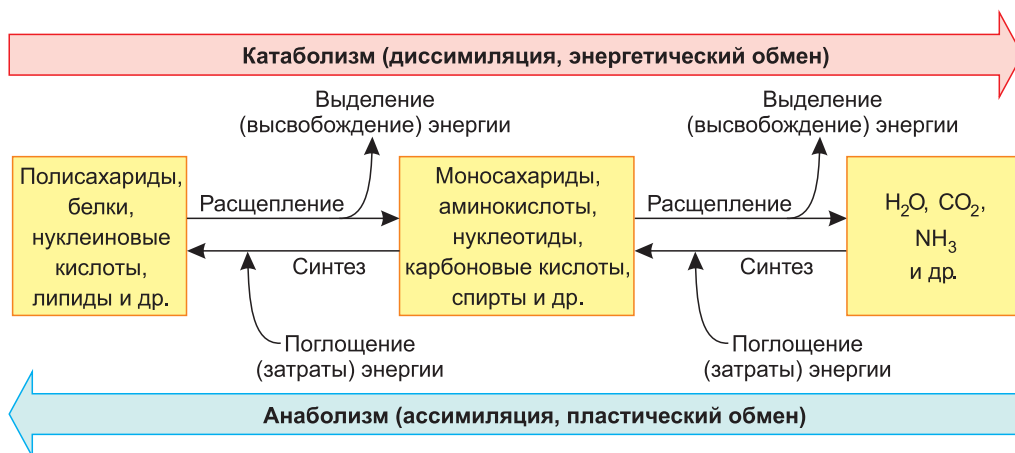


Рис. 54. Схема процессов катаболизма и анаболизма

Из курса химии вы знаете, что горение органических веществ также сопровождается их расщеплением, окислением и выделением энергии. Однако при горении органические соединения разрушаются быстро, с бурным высвобождением энергии, причем почти вся она выделяется в виде теплоты. В ходе энергетического обмена, наоборот, расщепление и окисление органических веществ происходит ступенчато, при участии

ряда ферментов. Поэтому энергия высвобождается поэтапно, небольшими порциями. При этом около 50 % выделившейся энергии постепенно рассеиваются в виде тепла. Остальные 50 % используются клетками для образования молекул АТФ, которые являются поставщиками энергии для различных процессов жизнедеятельности (вспомните каких). В связи с этим катаболизм и называется энергетическим обменом.

К процессам катаболизма относятся *клеточное дыхание* и *брожение*. Конечными продуктами энергетического обмена являются вода, углекислый газ, аммиак и др.

Реакции синтеза органических соединений из более простых веществ относятся к **анаболизму (ассимиляции, пластическому обмену)**. Эти процессы протекают с поглощением энергии (см. рис. 54). В результате ассимиляции из веществ, поступивших в клетки, синтезируются органические соединения, свойственные данному организму, — белки, углеводы, липиды и т. д. Они используются для построения и обновления различных клеточных и внеклеточных структур: органоидов, цитоскелета, плазмалеммы, межклеточного вещества и др. Продукты пластического обмена могут также откладываться в качестве резервных веществ, т. е. запасаться в организме.

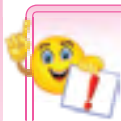
Примерами процессов анаболизма могут служить *фотосинтез*, *биосинтез ДНК (репликация)*, *биосинтез РНК*, *белков*, *полисахаридов*, *липидов* и т. д.

В организме процессы диссимиляции и ассимиляции протекают взаимосвязанно. Так, продукты катаболизма могут использоваться в качестве строительного материала в реакциях анаболизма. Поставщиком энергии для протекания таких процессов биосинтеза является АТФ, которая образуется при энергетическом обмене. В то же время реакции диссимиляции катализируются ферментами, которые синтезируются в процессах ассимиляции. Следовательно, реакции катаболизма не могут осуществляться без реакций анаболизма, и наоборот.

Процессы энергетического и пластического обмена протекают в организме одновременно, но не всегда с одинаковой интенсивностью. Например, в молодом организме в период активного роста и развития преобладают анаболические процессы. В старом организме баланс, как правило, смещается в сторону катаболизма. Такое же явление наблюдается при недостаточном питании и (или) тяжелых физических нагрузках. У животных и человека интенсивность процессов ассимиляции и диссимиляции регулируется нервной и эндокринной системами.

Следует еще раз подчеркнуть, что процессы энергетического и пластического обмена тесно связаны не только на уровне отдельно взятого

организма. В биосфере автотрофы из неорганических веществ синтезируют органические (ассимиляция), которые служат пищей гетеротрофным организмам, передаваясь по цепям питания и трансформируясь на каждом трофическом уровне. Расщепление этих соединений (диссимиляция) приводит к образованию неорганических веществ, необходимых автотрофным организмам. Таким образом, взаимосвязь процессов анаболизма и катаболизма лежит в основе круговорота веществ, обеспечивая существование и стабильность биосферы.



Процессы обмена веществ и преобразования энергии в организме представлены реакциями двух типов — катаболизма и анаболизма. Катаболизм (диссимиляция, энергетический обмен) представляет собой расщепление сложных органических соединений до более простых веществ. Процессы диссимиляции сопровождаются высвобождением энергии, необходимой для жизнедеятельности. Анаболизм (ассимиляция, пластический обмен) — это совокупность процессов синтеза органических соединений из более простых веществ. Реакции ассимиляции идут с поглощением энергии. Процессы энергетического и пластического обмена протекают в организме одновременно и взаимосвязанно.



1. Какие понятия пропущены в биологических «уравнениях» и заменены вопросительными знаками?

Анаболизм + ? = метаболизм

Ассимиляция + диссимиляция = ?

Обмен веществ = ? + энергетический обмен

2. Что такое катаболизм? Анаболизм? Приведите примеры процессов катаболизма и анаболизма.

3. В каких случаях процессы энергетического обмена в организме преобладают над процессами пластического обмена и наоборот?

4. Приведите примеры преобразования энергии в живом организме.

5*. Докажите справедливость утверждения: «Катаболизм и анаболизм — две взаимосвязанные стороны единого процесса обмена веществ и преобразования энергии».

6*. Суточная норма углеводов для взрослого человека составляет 5—8 г на 1 кг массы тела (в зависимости от энергетических затрат организма). При окислении 5 г углеводов выделяется около 88 кДж энергии, что достаточно для нагревания 1 кг тела человека от температуры 36,6 °С до 62 °С. Попробуйте самостоятельно произвести этот несложный расчет на основании знаний, полученных при изучении физики. Учтите, что средняя удельная теплоемкость человеческого тела 3,47 кДж/(кг · °С). К чему могло бы привести разогревание клеток тела человека до такой температуры? Как вы думаете, почему этого на самом деле не происходит?

§ 21. Клеточное дыхание. Брожение

Понятие о клеточном дыхании. Живым организмам постоянно требуется энергия для осуществления различных процессов жизнедеятельности. Универсальным поставщиком этой энергии служит АТФ, которая образуется в реакциях катаболизма. У большинства организмов АТФ синтезируется прежде всего в процессе клеточного дыхания. **Клеточное дыхание** — процесс, при котором в клетках происходит расщепление и окисление органических соединений до неорганических веществ, а высвобождающаяся при этом энергия запасается в виде АТФ.

Большинству живых организмов для протекания клеточного дыхания необходим молекулярный кислород (O_2). Такие организмы называются *аэробами*, а их тип дыхания — *аэробным дыханием*. Аэробами являются все растения, большинство животных, грибов и протистов, а также многие бактерии. Рассмотрим, как происходит клеточное дыхание в аэробных условиях, т. е. в условиях свободного доступа кислорода.

Этапы клеточного дыхания. Процесс клеточного дыхания включает три основных этапа (рис. 55). Первый этап — **подготовительный** — происходит в пищеварительном тракте (у животных), вторичных лизосомах и гиалоплазме клеток. Кислород в реакциях этого этапа не используется. Под действием пищеварительных ферментов происходит расщепление крупных органических молекул до более простых соединений. Так, полисахариды расщепляются до моносахаридов, жиры — до глицерина и жирных кислот, белки — до аминокислот, нуклеиновые кислоты — до нуклеотидов. При этом выделяется сравнительно небольшое количество энергии, которая рассеивается в виде тепла. Таким образом, АТФ в подготовительном этапе **не синтезируется**.



Продукты первого этапа могут вступать в следующие этапы дыхания (т. е. подвергаться дальнейшему расщеплению) либо вовлекаться в процессы анаболизма. Например, аминокислоты, полученные в ходе подготовительного этапа, используются клетками преимущественно для синтеза белков, а нуклеотиды — для построения молекул ДНК и РНК.

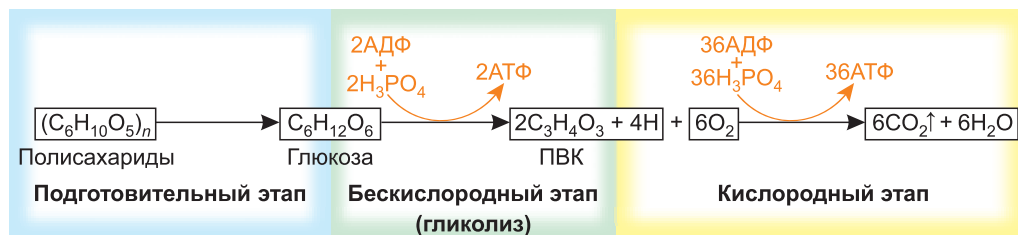


Рис. 55. Схема этапов клеточного дыхания

Второй этап клеточного дыхания — **бескислородный** — протекает в гиалоплазме клеток без участия кислорода. Более того, он может протекать в условиях полного отсутствия O_2 . Вы знаете, что основным источником энергии для клеток является глюкоза. Поэтому второй этап мы рассмотрим на примере **гликолиза** — многоступенчатого процесса бескислородного расщепления *глюкозы* ($C_6H_{12}O_6$) до *пировиноградной кислоты* ($C_3H_4O_3$).

В ходе гликолиза каждая молекула глюкозы под действием ферментов расщепляется до 2 молекул пировиноградной кислоты (ПВК). При этом высвобождается энергия, часть которой рассеивается в виде тепла, а оставшаяся используется для синтеза АТФ. Суммарный энергетический выход гликолиза в расчете на расщепленную молекулу глюкозы составляет **2 молекулы АТФ**. Промежуточные продукты гликолиза подвергаются окислению — от них отщепляются атомы водорода, которые связывает особое вещество-переносчик.

Итак, в результате бескислородного этапа при расщеплении одной молекулы глюкозы образуются 2 молекулы ПВК и 4 атома водорода (присоединенные к переносчику), а также синтезируются 2 молекулы АТФ (см. рис. 55).



При гликолизе высвобождается лишь около 5 % энергии, заключенной в химических связях молекул глюкозы. Далее продукты ее расщепления (ПВК и атомы водорода) поступают в митохондрии, где осуществляется заключительный этап дыхания — **кислородный**.

Этот этап, как следует из названия, протекает при участии молекулярного *кислорода* (O_2). В ходе кислородного этапа ПВК подвергается ферментативному расщеплению и окислению. Атомы водорода, доставленные переносчиком, также окисляются. При этом образуются конечные продукты — CO_2 и H_2O , а выделившаяся энергия используется для синтеза **36 молекул АТФ** (в расчете на 2 молекулы ПВК). CO_2 поступает из митохондрий в гиалоплазму клетки, а затем — в окружающую среду (см. рис. 55).



Таким образом, при полном расщеплении одной молекулы глюкозы клетка может синтезировать **38 молекул АТФ** — 2 молекулы в процессе гликолиза и 36 молекул в ходе кислородного этапа. Суммарное уравнение полного окисления глюкозы можно записать следующим образом (для упрощения во всех уравнениях реакций энергетического обмена не указаны молекулы воды, образующиеся при синтезе АТФ):



Брожение. Не всем организмам для жизнедеятельности необходим молекулярный кислород. Кроме аэробов, существуют также *анаэробы* — организмы, способные жить и развиваться в отсутствие O_2 . К этой группе относятся многие бактерии, некоторые протисты, грибы (например, дрожжи) и животные (сосальщики, ленточные черви, аскариды и др.).

Большинство анаэробных организмов получает энергию для жизнедеятельности в ходе брожения. **Брожение** — процесс бескислородного расщепления органических веществ, преимущественно углеводов, происходящий под действием ферментов. При дефиците кислорода брожение может протекать и в клетках аэробных организмов. В зависимости от основного конечного продукта различают молочнокислое, спиртовое брожение (рис. 56) и т. д.

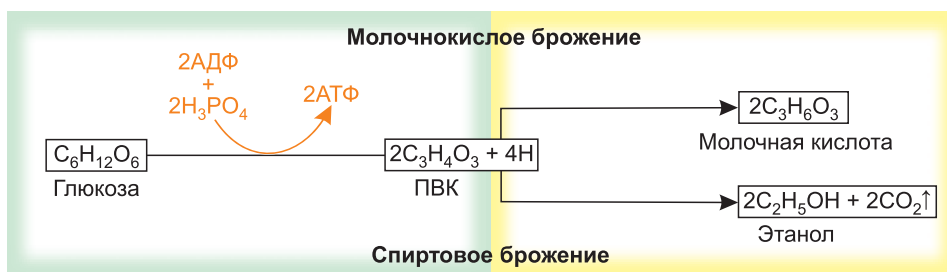


Рис. 56. Схема молочнокислого и спиртового брожения

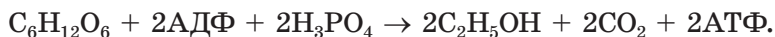
Первый этап **молочнокислого брожения** фактически представляет собой гликолиз. Молекула глюкозы расщепляется и окисляется с образованием 2 молекул ПВК и 4 атомов водорода. Энергетический выход этого процесса, как вы знаете, составляет 2 молекулы АТФ. На втором этапе за счет атомов водорода ПВК восстанавливается до *молочной кислоты* ($C_3H_6O_3$), АТФ при этом не синтезируется. Процесс молочнокислого брожения можно выразить общим уравнением:



Этот вид брожения осуществляют молочнокислые бактерии. Кроме того, молочнокислое брожение происходит в мышечных волокнах человека и животных в условиях недостатка кислорода. Накопление молочной кислоты является одной из причин развития утомления мышц.

Спиртовое брожение на первом этапе протекает аналогично молочнокислому. Глюкоза расщепляется и окисляется до ПВК и атомов водорода, что сопровождается синтезом 2 молекул АТФ. На втором этапе ПВК

расщепляется и восстанавливается атомами водорода. При этом образуются конечные продукты — *этиловый спирт* (C_2H_5OH) и углекислый газ. Суммарное уравнение спиртового брожения таково:



§21-1

Спиртовое брожение осуществляют дрожжи и некоторые бактерии. Также оно протекает в клетках растений при дефиците O_2 .

При брожении не происходит полного окисления глюкозы, поэтому значительная часть энергии остается в конечных продуктах — молочной кислоте, этиловом спирте и др. Энергетический выход брожения — **2 молекулы АТФ** (из расчета на одну молекулу глюкозы). Поэтому при расщеплении одинакового количества углеводов в ходе энергетического обмена анаэробы получают гораздо меньше энергии, чем аэробы.

Главным источником энергии для живых организмов являются углеводы, поэтому процессы катаболизма мы рассмотрели на примере расщепления глюкозы. Однако другие органические соединения, например жиры или белки, также могут использоваться клетками в качестве источников энергии.

Брожение с древних времен используется человеком для получения различных продуктов. Известно, что пивоварением и виноделием, в основе которых лежит спиртовое брожение, люди занимались еще 8 тыс. лет назад. Конечно, в то время они не знали, что эти процессы протекают при участии микроорганизмов.

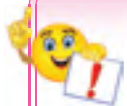
В современном мире брожение широко используется в пищевой промышленности. Продукты и напитки, полученные с помощью различных видов брожения, входят в состав практически всех кухонь мира. Спиртовое брожение применяется для получения этилового спирта, вина, пива, кваса и т. д. Использование дрожжей в хлебопечении связано с тем, что пузырьки углекислого газа, образующегося в процессе спиртового брожения, разрыхляют тесто, делая его пышным.

С помощью молочнокислого брожения получают творог, сыры, сметану, йогурты и другие кисломолочные продукты. Молочная кислота — хороший природный консервант. Она образуется, например, при квашении капусты, засолке огурцов, мочении яблок, предотвращая гниение этих продуктов и позволяя сохранять их долгое время. В основе силосования кормов для животных также лежит процесс молочнокислого брожения. Производство некоторых продуктов связано с сочетанием разных видов брожения. Так, кефир получают с помощью молочнокислых бактерий и дрожжей, т. е. он является продуктом молочнокислого и спиртового брожения.

Следует отметить, что с XX в. процессы брожения нашли применение для промышленного производства ряда химических веществ — различных спиртов и карбоновых кислот, ацетона, уксусного альдегида и др.



§21-1



Большинство организмов получает энергию для жизнедеятельности в ходе клеточного дыхания. Этот процесс включает три этапа: подготовительный, бескислородный и кислородный. В результате клеточного дыхания каждая молекула глюкозы окисляется до CO_2 и H_2O , что сопровождается синтезом 38 молекул АТФ. Некоторые организмы получают энергию в процессе брожения. При этом не используется кислород и не происходит полного окисления глюкозы. Поэтому энергетический выход брожения намного меньше, чем клеточного дыхания: 2 молекулы АТФ на каждую расщепленную молекулу глюкозы. Различают молочнокислое, спиртовое и другие виды брожения.



1. Клеточное дыхание и брожение относятся к процессам катаболизма или анаболизма? Почему?
2. Что представляет собой процесс клеточного дыхания? Охарактеризуйте этапы клеточного дыхания по плану: 1) название этапа; 2) место протекания; 3) исходные вещества; 4) конечные продукты; 5) энергетический выход (количество молекул АТФ, которые синтезируются в ходе этапа).
3. Как протекает процесс молочнокислого брожения? Спиртового? Назовите конечные продукты этих видов брожения. Сколько молекул АТФ синтезируется в ходе брожения при расщеплении одной молекулы глюкозы?
4. Охарактеризуйте практическое значение различных видов брожения.
5. Почему при брожении высвобождается меньше энергии, чем при клеточном дыхании?
- 6*. В чем заключается сходство брожения и клеточного дыхания? Чем брожение отличается от клеточного дыхания?
- 7*. В подготовительный этап клеточного дыхания вступает 81 г гликогена. Какое максимальное количество АТФ (моль) может синтезироваться в результате последующего гликолиза? В ходе кислородного этапа дыхания?



ИЗУЧЕНИЕ ДЫХАНИЯ СЕМЯН
МОЛОЧНОКИСЛОЕ БРОЖЕНИЕ
СПИРТОВОЕ БРОЖЕНИЕ



§ 22. Фотосинтез

В отличие от гетеротрофов, которым необходимы готовые органические соединения, автотрофы способны синтезировать их из неорганических веществ. Процессы биосинтеза относятся к пластическому обмену и, следовательно, сопровождаются поглощением энергии. Из курса биологии 10-го класса вам известно, что некоторые бактерии (железобактерии, бесцветные серобактерии, нитрифицирующие, водородные) для образования органических

соединений используют энергию, которая выделяется при окислении неорганических веществ. Такие организмы называются *хемоавтотрофами*. Однако большинство автотрофных организмов использует для этого энергию света. Они составляют группу *фотоавтотрофов*.

Понятие фотосинтеза. К фотоавтотрофам относятся зеленые растения, водоросли, цианобактерии и др. В процессе фотосинтеза с помощью специальных пигментов они поглощают световую энергию и преобразуют ее в энергию химических связей органических веществ. Исходным материалом для синтеза органических соединений являются такие неорганические вещества, как углекислый газ и вода. Таким образом, **фотосинтез** — это процесс образования органических веществ из углекислого газа и воды, протекающий с поглощением энергии света при участии фотосинтетических пигментов.

Фотосинтетические пигменты и их локализация. Фотосинтетические пигменты растений и большинства водорослей представлены зелеными *хлорофиллами* и *каротиноидами*, которые обычно имеют желтую или оранжевую окраску. Красные водоросли и цианобактерии, кроме того, обладают дополнительными пигментами, окрашенными в красный или синий цвет.



Как вы знаете, у растений и водорослей фотосинтез происходит в хлоропластах, внутренняя мембрана которых образует уплотненные мешочки — тилакоиды. В мембранах тилакоидов расположены особые пигмент-белковые комплексы — *фотосистемы*.

Известно два вида фотосистем: фотосистема I (ФС I) и фотосистема II (ФС II). В состав каждой из них входит *светособирающая антенна*, образованная молекулами пигментов, *реакционный центр* и *переносчики электронов* (рис. 57). Пигменты, входящие в состав светособирающей антенны, поглощают свет и передают всю собранную

энергию в реакционный центр. Он представлен особой молекулой хлорофилла — так называемой молекулой-ловушкой. Поглотив энергию, молекула-ловушка переходит в возбужденное состояние и отдает один из своих электронов специальному переносчику, а сама при этом окисляется.

Главное различие между фотосистемами заключается в том, что в состав ФС II входит особый ферментный комплекс,

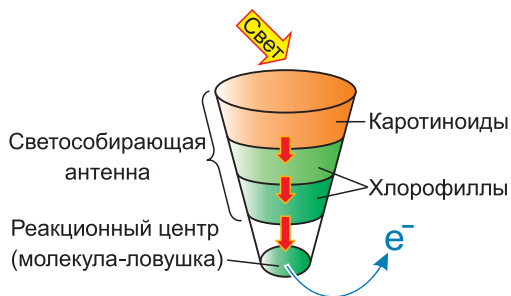
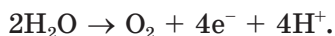


Рис. 57. Схема строения и работы фотосистемы

осуществляющий на свету *фотолиз воды* — расщепление молекул воды с образованием кислорода (O_2), электронов (e^-) и протонов (H^+):



Полученные при этом электроны ФС II использует для восстановления своей молекулы-ловушки. В ФС I отсутствует подобный ферментный комплекс, и, следовательно, она не способна использовать воду в качестве источника электронов для восстановления молекулы-ловушки.

Процесс фотосинтеза можно разделить на две фазы — **световую** и **темновую** (рис. 58). Световая фаза осуществляется на *мембранах тилакоидов* и только *при наличии света*. Реакции темновой фазы протекают в *строме хлоропласта* и *не требуют света*, однако для них необходимы продукты световой фазы. Поэтому темновая фаза происходит практически одновременно со световой.

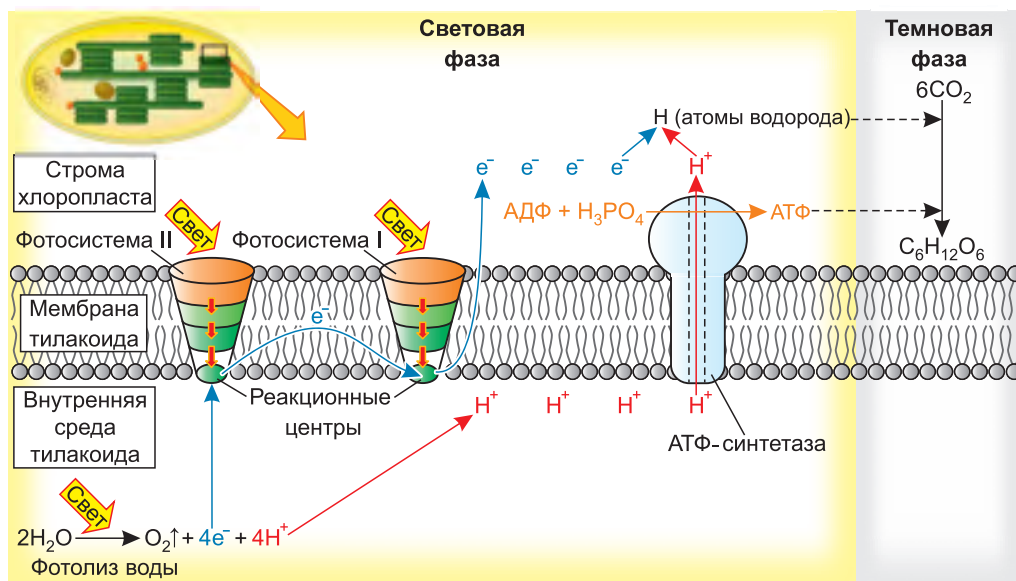


Рис. 58. Схема процессов, протекающих в световой и темновой фазах фотосинтеза

Световая фаза фотосинтеза. Процессы, протекающие в световой фазе, можно представить следующим образом.

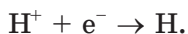
1. Пигменты обеих фотосистем поглощают свет. Полученная энергия передается в реакционные центры на молекулы-ловушки, которые переходят в возбужденное состояние и отдают электроны переносчикам.

Электрон из ФС I транспортируется переносчиками на внешнюю сторону тилакоида. Электрон из ФС II с помощью переносчиков доставляется в ФС I и восстанавливает молекулу-ловушку этой фотосистемы. ФС II, как вы уже знаете, восстанавливает свою молекулу-ловушку за счет электронов, полученных при фотолизе воды.

Кислород, который образуется при фотолизе воды, выделяется из хлоропласта в гиалоплазму клетки, затем в окружающую среду, а протоны (H^+) накапливаются внутри тилакоида.

2. Накопление протонов внутри тилакоида ведет к возникновению на его мембране так называемого *электрохимического потенциала*. В мембране тилакоида содержится *АТФ-синтетаза* — ферментный комплекс, предназначенный для синтеза АТФ. Когда концентрация протонов достигает определенного уровня, они устремляются в строуму хлоропласта, проходя через специальные каналы АТФ-синтетазы. При этом АТФ-синтетаза использует энергию движения протонов для *синтеза* АТФ.

3. На внешней стороне тилакоида протоны соединяются с электронами:



Образовавшиеся атомы водорода присоединяет вещество-переносчик. По структуре оно сходно с веществом, которое транспортирует атомы водорода в процессе клеточного дыхания.

Таким образом, в ходе световой фазы энергия света поглощается и преобразуется в энергию макроэргических связей АТФ, происходит расщепление воды с выделением кислорода и накопление атомов водорода. Продуктами световой фазы фотосинтеза являются АТФ, *атомы водорода* и *кислород*. Кислород — побочный продукт фотосинтеза, он выделяется в окружающую среду. АТФ и атомы водорода используются в темновой фазе фотосинтеза.



Темновая фаза фотосинтеза. Из окружающей среды в хлоропласты поступает *углекислый газ*. В строуме хлоропластов происходит его восстановление до органических веществ. При этом образуется основной продукт фотосинтеза — *глюкоза*.

В процессе синтеза глюкозы из CO_2 используются продукты световой фазы — атомы водорода, доставленные переносчиком, и АТФ (поставщик энергии). Для образования одной молекулы глюкозы необходимо расщепить **18 молекул АТФ**. Следовательно, в темновой фазе фотосинтеза энергия макроэргических связей АТФ преобразуется в энергию химических связей органических веществ.



Если объединить процессы, протекающие в световой и темновой фазах, исключив промежуточные продукты, и расставить коэффициенты, можно получить суммарное уравнение фотосинтеза (рис. 59).

Значение фотосинтеза.

Главным источником энергии, обуславливающим существование жизни на нашей планете, является солнечный свет. Благодаря фотосинтезу энергия Солнца становится доступной для использования всеми живыми организмами Земли (за исключением хемоавтотрофов). Фотосинтез играет важнейшую роль в биосферном круговороте углерода, обеспечивая его включение в состав органических соединений. Вещества, синтезированные фотоавтотрофами, используются ими и гетеротрофами не только в качестве источника энергии. Они также служат материалом для построения и обновления клеток и внеклеточных структур живых организмов.

Благодаря фотосинтезу поддерживается относительно постоянное содержание кислорода и углекислого газа в атмосфере Земли. Обеспечивая связывание CO_2 , фотосинтез препятствует развитию парникового эффекта. Известно, что большая часть кислорода атмосферы имеет биогенное происхождение и является побочным продуктом фотосинтеза. Как вы знаете из курса биологии 10-го класса, именно этот процесс, возникший, по оценкам ученых, более 3 млрд лет назад, сделал возможным появление и дальнейшее развитие аэробных организмов. Со временем из кислорода сформировался озоновый экран, защищающий обитателей нашей планеты от губительного воздействия коротковолнового ультрафиолетового излучения.

Таким образом, все живое на Земле обязано своим существованием фотосинтезу. А человечество зависит от этого процесса еще и потому, что использует для различных нужд энергию, которая в течение миллионов лет запасалась в полезных ископаемых, образовавшихся из органических веществ древних организмов. Примерами таких ископаемых могут служить каменный уголь, нефть, горючие сланцы и т. д.

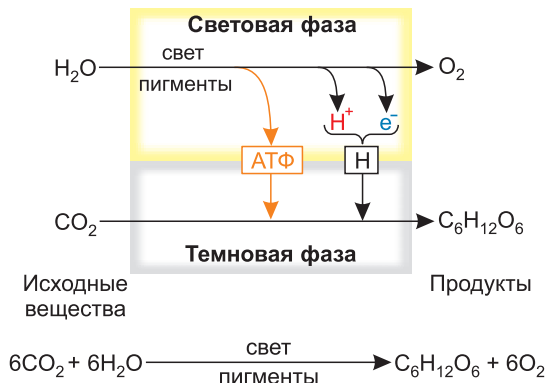


Рис. 59. Общая схема и суммарное уравнение фотосинтеза



Фотосинтез — процесс образования органических веществ из углекислого газа и воды, который происходит с поглощением световой энергии при участии фотосинтетических пигментов. У растений и водорослей фотосинтез протекает в хлоропластах: световая фаза — на мембранах тилакоидов и только на свету, темновая — в строме, независимо от наличия света. В световой фазе происходит поглощение света пигментами, фотолиз воды и синтез АТФ. Один из продуктов этой фазы — кислород выделяется в окружающую среду. Другие продукты — АТФ и атомы водорода используются в темновой фазе, в ходе которой происходит восстановление углекислого газа до органических веществ. Суммарное уравнение фотосинтеза таково:



От процесса фотосинтеза прямо или косвенно зависят все живые организмы Земли.



1. Фотосинтез является процессом пластического или энергетического обмена? Почему?
2. В каких органоидах растительной клетки происходит фотосинтез? Что представляет собой фотосистема? Какую функцию выполняют фотосистемы?
3. Охарактеризуйте световую и темновую фазы фотосинтеза по плану: 1) место протекания; 2) исходные вещества; 3) происходящие процессы; 4) конечные продукты. Какие продукты световой фазы фотосинтеза используются в темновой фазе?
4. Докажите справедливость утверждения: «От фотосинтеза непосредственно или косвенно зависит все живое на Земле».
- 5*. Сравните по различным признакам процессы фотосинтеза и аэробного дыхания. Укажите черты сходства и различия.
- 6*. Человек за сутки потребляет примерно 430 г кислорода. Дерево средней величины поглощает около 30 кг углекислого газа в год. Сколько деревьев необходимо, чтобы обеспечить одного человека кислородом на год?
- 7*. Исследователи разделили растения пшеницы на две группы и выращивали их в лаборатории в одинаковых условиях, за исключением того, что растения первой группы освещали красным светом, а растения второй группы — зеленым. У растений какой группы процесс фотосинтеза протекал более интенсивно? Как вы думаете, с чем это связано?



ИЗУЧЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ КРАХМАЛА В ЛИСТЬЯХ НА СВЕТУ



§ 23. Генетический код и его свойства

Как вы знаете, признаки и свойства каждого организма определяются прежде всего белками, которые синтезируются в его клетках. Белки выполняют самые разнообразные функции (вспомните какие), обеспечивая тем самым протекание процессов жизнедеятельности. Можно сказать, что именно от этих биополимеров в первую очередь и зависит существование организма. Однако время функционирования белков, как и многих других биомолекул, весьма ограничено. Поэтому синтез белков в организме должен осуществляться непрерывно. Этот процесс протекает во всех клетках одноклеточных и многоклеточных организмов.

Вам также известно, что хранителем наследственной (генетической) информации, т. е. информации о первичной структуре белков, является ДНК. Участок молекулы ДНК, содержащий информацию о первичной структуре одного белка, получил название ген. Кроме того, генами называют участки ДНК, хранящие информацию о строении молекул рРНК и тРНК.

В биосинтезе белков, который осуществляется в рибосомах, ДНК прямого участия не принимает. Передача генетической информации, содержащейся в ДНК, к месту синтеза белка происходит с помощью посредника. Этим посредником является *матричная (информационная) РНК* (мРНК, иРНК), которая синтезируется на одной из цепей молекулы ДНК по принципу комплементарности.

В молекулах ДНК и мРНК информация о первичной структуре белков «записана» в виде последовательности нуклеотидов. Сами же белки синтезируются из аминокислот. Значит, в природе существует особая система кодирования, на основании которой последовательность нуклеотидов расшифровывается в виде последовательности аминокислот молекул белков. Этот «шифр» называется генетическим кодом. Таким образом, **генетический код** — это система записи информации о первичной структуре белков в виде последовательности нуклеотидов ДНК (мРНК).

Генетический код обладает следующими свойствами.

1. Код является **триплетным**. Это значит, что каждая аминокислота кодируется *триплетом (кодоном)* — сочетанием трех последовательно расположенных нуклеотидов. В состав молекул ДНК и РНК входит по 4 типа нуклеотидов. Если бы за определенную аминокислоту «отвечал» один нуклеотид, можно было бы закодировать только 4 из 20 белокобразующих аминокислот. Дублетов (по два нуклеотида) хватило бы лишь на $4^2 = 16$ аминокислот. Количество возможных триплетов (сочетаний трех

нуклеотидов) составляет $4^3 = 64$. Этого с избытком хватает для кодирования всех 20 видов аминокислот (табл. 14).

Таблица 14. Генетический код, указаны нуклеотиды мРНК (иРНК) (первый нуклеотид триплета берут из левого вертикального ряда, второй — из горизонтального ряда, третий — из правого вертикального)

Первый нуклеотид	Второй нуклеотид				Третий нуклеотид
	У	Ц	А	Г	
У	Фен	Сер	Тир	Цис	У
	Фен	Сер	Тир	Цис	Ц
	Лей	Сер	Стоп	Стоп	А
	Лей	Сер	Стоп	Трп	Г
Ц	Лей	Про	Гис	Арг	У
	Лей	Про	Гис	Арг	Ц
	Лей	Про	Глн	Арг	А
	Лей	Про	Глн	Арг	Г
А	Иле	Тре	Асн	Сер	У
	Иле	Тре	Асн	Сер	Ц
	Иле	Тре	Лиз	Арг	А
	Мет	Тре	Лиз	Арг	Г
Г	Вал	Ала	Асп	Гли	У
	Вал	Ала	Асп	Гли	Ц
	Вал	Ала	Глу	Гли	А
	Вал	Ала	Глу	Гли	Г

Обратите внимание, что 3 из 64 кодонов (в молекулах мРНК — УАА, УАГ и УГА) не кодируют аминокислоты. Это так называемые *стоп-кодона*, они служат сигналом окончания синтеза белка.

2. Код **однозначен** — каждый триплет кодирует только одну аминокислоту.

3. Как уже отмечалось, число триплетов превышает количество кодируемых аминокислот. Поэтому генетический код является **избыточным (вырожденным)** — одна и та же аминокислота может кодироваться разными триплетами. Например, в мРНК цистеин (Цис) может быть закодирован триплетом УГУ или УГЦ, треонин (Тре) — АЦУ, АЦЦ, АЦА или АЦГ. Некоторые аминокислоты, например лейцин (Лей), кодируются шестью различными триплетами, в то же время метионину (Мет) и триптофану (Трп) соответствует только по одному кодону (проверьте по таблице генетического кода).

4. Код **не перекрывается** — один и тот же нуклеотид не может одновременно входить в состав двух соседних триплетов.

5. Код непрерывен. В полинуклеотидной цепи нуклеотиды располагаются непрерывно и соседние триплеты ничем не отделены друг от друга. Это значит, что фактически деление на триплеты условно — все зависит от того, с какого именно нуклеотида начинается их считывание. Поэтому в клетках считывание информации, содержащейся в генах, всегда начинается со строго определенного нуклеотида.

Если в составе гена происходит изменение количества нуклеотидов (их выпадение или вставка) на число, не кратное трем, наблюдается так называемый *сдвиг рамки считывания* (рис. 60). Это приводит к существенному изменению последовательности аминокислот в белке, который кодируется измененным геном. В некоторых случаях сдвиг рамки считывания приводит к возникновению стоп-кодона, из-за чего синтез белка обрывается.

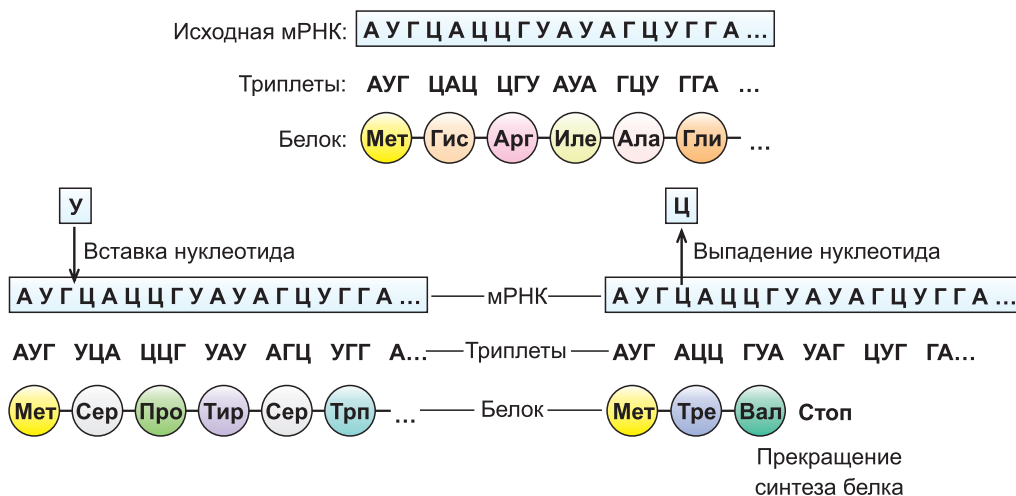


Рис. 60. Сдвиг рамки считывания и его последствия

Как уже отмечалось, правильное считывание генетической информации обеспечивается только тогда, когда оно начинается со строго определенной позиции. У эукариот *стартовым кодоном* молекулы мРНК является триплет АУГ. Именно с него и начинается считывание.

6. Код универсален — у всех живых организмов одним и тем же триплетам соответствуют одни и те же аминокислоты. Иными словами, у всех организмов генетический код расшифровывается одинаково (за редким исключением). Это свидетельствует о единстве происхождения живых организмов.



Участок молекулы ДНК, содержащий информацию о первичной структуре определенного белка, рРНК или тРНК, называется геном. Передача наследственной информации, содержащейся в ДНК, к рибосомам, где происходит синтез белков, осуществляется с помощью посредника — мРНК. Генетический код — это система записи информации о первичной структуре белков в виде последовательности нуклеотидов ДНК (мРНК). Основные свойства генетического кода: триплетность, однозначность, избыточность (вырожденность), неперекрываемость, непрерывность и универсальность.



1. Что такое ген? Что представляет собой генетический код?
2. Охарактеризуйте свойства генетического кода.
3. Что представляют собой стоп-кодоны? Какую роль играет стартовый кодон АУГ?
4. Почему аминокислота кодируется не одним и не двумя, а тремя последовательно расположенными нуклеотидами?
- 5*. Молекула мРНК начинается со следующей последовательности нуклеотидов: АУГГУАЦЦУУГГЦАЦ... С какой последовательности аминокислотных остатков начинается белок, закодированный этой мРНК? Для решения используйте таблицу генетического кода (см. табл. 14).
- 6*. Как вы думаете, какое биологическое значение имеет свойство вырожденности генетического кода?
- 7*. Действие некоторых факторов (рентгеновских лучей, ультрафиолетового излучения, определенных химических веществ и др.) или ошибки, иногда возникающие при репликации, могут приводить к изменению последовательности нуклеотидов ДНК. При этом может происходить вставка или выпадение нуклеотидов либо замена одних нуклеотидов на другие. Как вы считаете, какие изменения чаще приводят к нарушению нормального функционирования клеток (и даже к их гибели) — вставки и выпадения или же замены нуклеотидов ДНК? Обоснуйте ответ.

§ 24. Реализация наследственной информации

Вам известно, что информация о первичной структуре белков, хранящаяся в молекулах ДНК, с помощью посредника — мРНК — передается к рибосомам. В этих органоидах и происходит синтез белков. Таким образом, реализация наследственной информации в клетке осуществляется в два этапа. Сначала информация о структуре белка копируется с ДНК на мРНК (*транскрипция*), а затем реализуется на рибосоме в виде конечного продукта — белка (*трансляция*). Это можно представить в виде схемы:



Транскрипция. Матрицей для синтеза молекулы мРНК служит определенный участок одной из цепей молекулы ДНК. Согласно принципу комплементарности порядок нуклеотидов в образующейся мРНК строго определен порядком нуклеотидов в цепи ДНК. По такому же принципу в клетках синтезируются и другие виды РНК. Синтез РНК с использованием ДНК в качестве матрицы называется **транскрипцией**. Цепь молекулы ДНК, которая при транскрипции является матрицей, называется *транскрибируемой* (в отличие от второй цепи — *нетранскрибируемой*).

Транскрипция осуществляется с помощью фермента *РНК-полимеразы*. Каждый участок молекулы ДНК, на котором может происходить транскрипция, имеет так называемый *промотор*. Это особая последовательность нуклеотидов, к которой присоединяется РНК-полимераза. После присоединения фермента происходит локальное раскручивание двойной спирали ДНК, и ее комплементарные цепи на этом участке отделяются друг от друга (рис. 61).

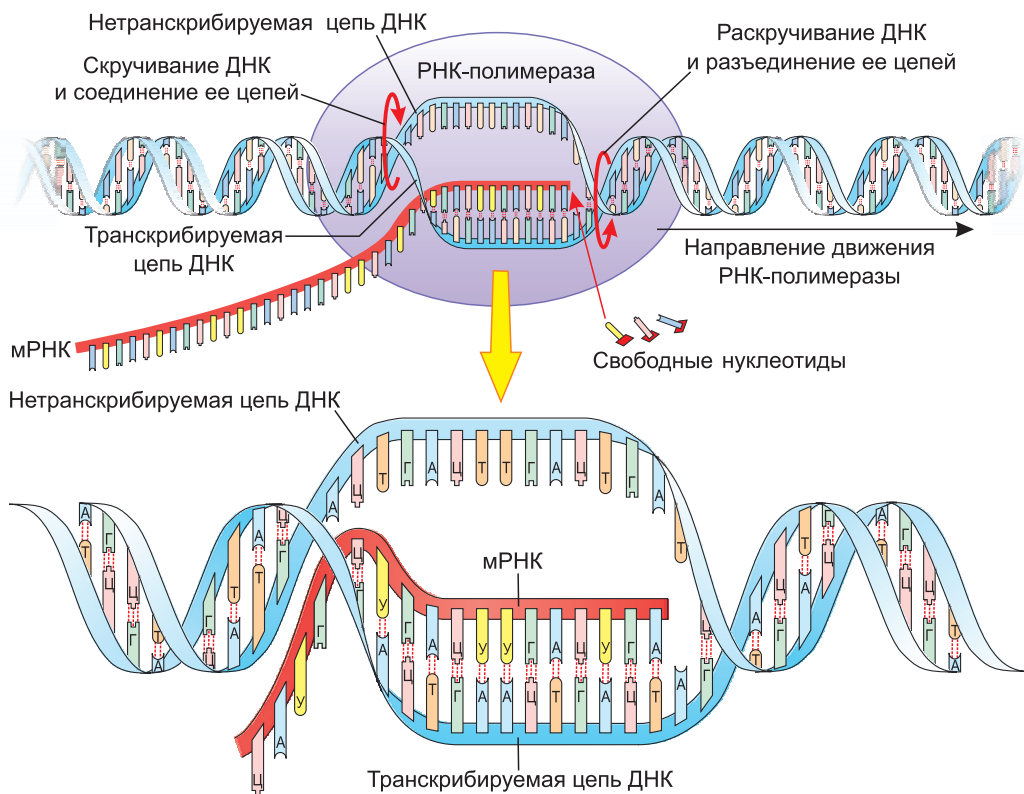


Рис. 61. Схема процесса транскрипции

Далее РНК-полимераза начинает движение вдоль молекулы ДНК. Фермент использует транскрибируемую цепь в качестве матрицы для синтеза РНК из нуклеотидов. Молекула РНК, которая при этом образуется, комплементарна транскрибируемому участку ДНК. Например, если участок транскрибируемой цепи ДНК содержит последовательность нуклеотидов ТАЦАГЦ, то в соответствующем ему фрагменте молекулы РНК порядок нуклеотидов будет таким: АУГУЦГ (вспомните, что в состав нуклеотидов РНК вместо тимина входит урацил). Так в ходе транскрипции генетическая информация «переписывается» с ДНК на РНК.

Участок молекулы ДНК, на котором осуществляется транскрипция, заканчивается *терминатором*. Это нуклеотидная последовательность, достигнув которой РНК-полимераза завершает транскрипцию. Она отделяется от молекулы ДНК и освобождает синтезированную РНК.

В клетке процесс транскрипции может одновременно протекать как на разных молекулах ДНК (хромосомах), так и на различных участках одной и той же молекулы.

Трансляция. Процесс синтеза белка из аминокислот, который осуществляется в рибосомах, называется **трансляцией**.

Доставка аминокислот к рибосомам осуществляется с помощью *транспортных РНК*. Как вы знаете, молекулы тРНК имеют форму, напоминающую лист клевера (рис. 62). Один из концов цепи тРНК — акцепторный хвост служит для присоединения аминокислоты. В противоположной части молекулы тРНК имеется особый триплет — *антикодон*. Последовательность нуклеотидов в составе антикодона определяет, с каким именно кодоном мРНК будет комплементарно соединяться та или иная тРНК и какую аминокислоту она будет переносить. Например, тРНК, имеющая антикодон УАЦ, может связаться по принципу комплементарности только с триплетом мРНК АУГ. Поскольку этот триплет кодирует метионин (Мет), данная тРНК служит для транспорта именно этой аминокислоты.

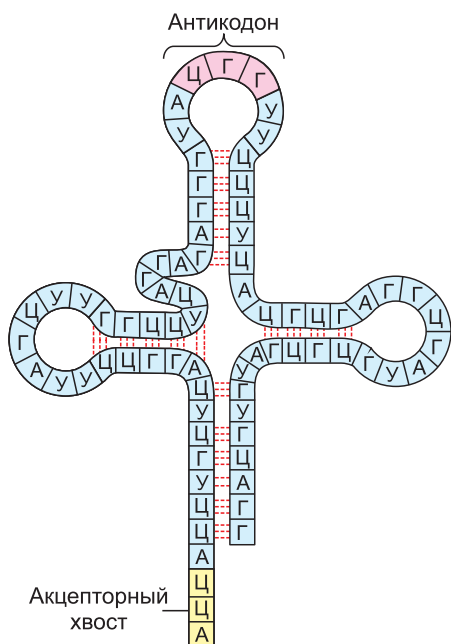


Рис. 62. Строение тРНК



Далее между двумя аминокислотами, доставленными в рибосому молекулами тРНК, образуется пептидная связь.

Первая тРНК (метиониновая) освобождается от аминокислоты. Затем мРНК сдвигается на один триплет. Вместе с мРНК смещаются и связанные с ней тРНК. При этом первая тРНК отделяется от молекулы мРНК и покидает рибосому, а вторая тРНК, соединенная с дипептидом, занимает место первой (рис. 63, б). Далее в рибосому поступает следующая тРНК с аминокислотой. В результате образованный ранее дипептид соединяется с третьей аминокислотой. После этого мРНК сдвигается еще на один триплет. Вторая тРНК покидает рибосому, на ее место становится третья. В рибосому поступает очередная тРНК с аминокислотой (рис. 63, в), и описанные выше процессы повторяются. Так происходит наращивание полипептидной цепи.

Биосинтез белка продолжается до тех пор, пока в рибосому не попадет один из стоп-кодонов — УАА, УАГ или УГА (рис. 63, г). В клетках не существуют тРНК, антикодоны которых соответствовали бы этим кодонам. Поэтому процесс трансляции прекращается, и субъединицы рибосомы отделяются друг от друга.



Синтез белков в клетках осуществляется быстро, при участии особых ферментов, с затратами энергии АТФ и ГТФ (макроэргического соединения, сходного по структуре с АТФ). Установлено, что за 1 мин в рибосоме образуются приблизительно 5—6 тыс. пептидных связей. Таким образом, время синтеза небольших белковых молекул исчисляется секундами, а на образование крупных, содержащих по нескольку тысяч аминокислотных остатков, уходит около минуты.

В организме человека массой 70 кг содержится примерно 10 кг белков. При этом ежедневно около 300—400 г белков, входящих в состав клеток и тканей, расщепляется до аминокислот и приблизительно такое же количество аминокислот включается во вновь синтезированные белковые молекулы. Это значит, что все белки организма обновляются в среднем за 30 дней.

По мере продвижения мРНК через рибосому с ее освободившимся концом может связываться следующая рибосома. Благодаря этому на одной молекуле мРНК могут одновременно находиться несколько рибосом, синтезирующих с небольшой разбежкой во времени идентичные молекулы белка. Такие комплексы рибосом, связанных одной молекулой мРНК, называются *полисомами*.

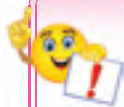
Таким образом, генетическая информация, которая содержится в ДНК, в результате процессов транскрипции и трансляции реализуется в виде молекул белков. Синтез белка обеспечивается взаимодействием различных видов РНК. Рибосомные РНК являются главным структурным

компонентом рибосом. Матричная РНК — носитель информации о первичной структуре белка. Транспортные РНК доставляют в рибосому аминокислоты.

Биосинтез РНК (транскрипция) и биосинтез белка (трансляция) осуществляются с использованием матриц — ДНК и мРНК соответственно. Поэтому, так же как и *репликация*, процессы *транскрипции* и *трансляции* являются **реакциями матричного синтеза**.



§24-1



Реализация наследственной информации в клетке включает два этапа: транскрипцию и трансляцию. Транскрипция — это биосинтез РНК на матрице ДНК. Этот процесс происходит с участием РНК-полимеразы, которая в качестве матрицы для синтеза молекулы РНК использует определенный участок транскрибируемой цепи ДНК. Трансляция — это биосинтез белка из аминокислот, происходящий в рибосомах. В ходе трансляции матрицей служит мРНК. Правильное включение аминокислот в состав белка обеспечивает комплементарным связыванием кодонов мРНК с антикодонами тРНК. Транскрипция и трансляция, так же как и репликация, являются реакциями матричного синтеза.



1. Какие процессы относятся к реакциям матричного синтеза?
Брожение, трансляция, транскрипция, фотосинтез, репликация.
2. Что такое транскрипция? Как протекает этот процесс?
3. Какой процесс называется трансляцией? Охарактеризуйте основные этапы трансляции.
4. Почему при трансляции в состав белка включаются не любые аминокислоты в случайном порядке, а только те, которые закодированы триплетами мРНК, причем в строгом соответствии с последовательностью этих триплетов? Как вы думаете, сколько видов тРНК участвует в синтезе белков в клетке?
5. Реакции матричного синтеза следует относить к процессам ассимиляции или диссимиляции? Почему?
- 6*. С помощью таблицы генетического кода (см. табл. 14) определите, какую аминокислоту транспортирует тРНК, изображенная на рисунке 62.
- 7*. Участок транскрибируемой цепи ДНК имеет следующий порядок нуклеотидов: ТАЦТГГАЦАТАТТАЦААГАЦТ. Установите последовательность аминокислотных остатков пептида, закодированного этим участком. Для решения используйте таблицу 14.
8. Установлено, что в молекуле мРНК адениловые нуклеотиды составляют 14 % от общего количества нуклеотидов, цитидиловые — 30 %, уридиловые — 34 %, гуаниловые — 22 %. Определите процентное соотношение нуклеотидов в составе двухцепочечного участка молекулы ДНК, одна из цепей которого являлась матрицей для синтеза данной мРНК.

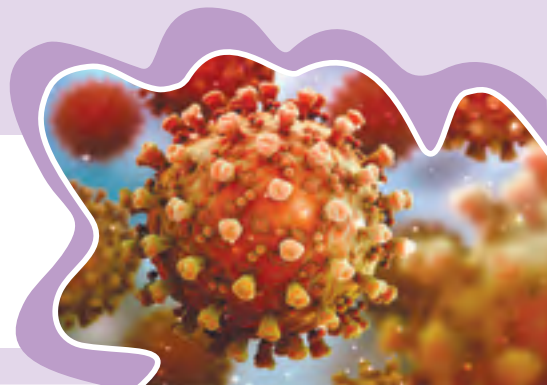
ПОДВЕДЕМ ИТОГИ

Обмен веществ в организме представлен одновременно протекающими и взаимосвязанными реакциями катаболизма и анаболизма.

Процессы катаболизма (клеточное дыхание и брожение) представляют собой расщепление сложных органических соединений до более простых веществ. Энергия, которая при этом выделяется, используется для синтеза АТФ. Расщепление одной молекулы глюкозы в ходе клеточного дыхания сопровождается синтезом 38 молекул АТФ, а в ходе брожения — только 2 молекул АТФ. Это связано с тем, что при брожении, в отличие от клеточного дыхания, не происходит полного окисления глюкозы до CO_2 и H_2O .

Процессы анаболизма (фотосинтез, транскрипция, трансляция и др.) сопровождаются синтезом сложных соединений из сравнительно простых веществ и протекают с поглощением энергии. В результате фотосинтеза из CO_2 и H_2O образуются органические вещества. Этот процесс происходит с поглощением световой энергии при участии фотосинтетических пигментов. От фотосинтеза прямо или косвенно зависит все живое на Земле.

Транскрипция и трансляция — этапы реализации наследственной информации, хранящейся в ДНК. В ходе транскрипции на матрице ДНК образуются различные виды РНК. Трансляция представляет собой синтез белков в рибосомах, роль матрицы в этом процессе играет мРНК. Система записи информации о первичной структуре белков в виде последовательности нуклеотидов ДНК (мРНК) называется генетическим кодом.



Клеточная теория гласит: клетка — структурная и функциональная единица жизни. Говоря по-другому, все живое состоит из клеток. Однако в природе существуют и формы жизни, не имеющие клеточного строения, — **вирусы**.

Их изучение оказалось непростой задачей, решение которой стало возможным только благодаря прогрессу физики, химии и биологии. Трудности в исследовании этой части живой природы заключаются не только в крайне малых размерах вирусов — менее одного микрометра, но и в сложностях получения материала для исследования. В отличие от других микроскопических живых объектов выращивать эти формы жизни на питательных средах невозможно. Они размножаются только в клетках живых организмов, т. е. являются внутриклеточными паразитами.

§ 25. Строение, многообразие и размножение вирусов

В 1892 г. российский ученый Д. И. Ивановский впервые описал заразные свойства жидкости, полученной из растертых листьев табака, пораженного мозаичной болезнью (рис. 64). Эта жидкость сохраняла способность вызывать заболевание даже после того, как была пропущена через специальный фильтр, задерживающий бактериальные клетки. Это послужило первым указанием на то, что существуют возбудители болезней, имеющие меньшие размеры, чем у бактерий.

В 1898 г. причастность фильтрующихся агентов к развитию заболеваний не только растений, но и животных была подтверждена другими учеными. Для названия таких не видимых в световые микроскопы возбудителей стали применять название «вирус», что в переводе с латинского означает «яд».

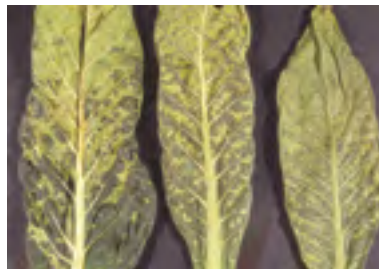


Рис. 64. Листья растений табака, пораженные вирусом табачной мозаики

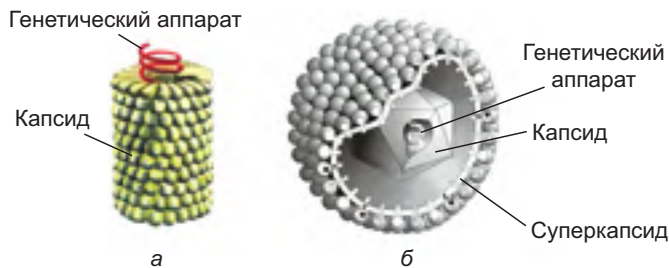


Рис. 65. Строение вирионов: а — простой (вирус табачной мозаики), б — сложный (вирус герпеса)

В первой четверти XX в. подобные сведения были получены для таких заболеваний человека и животных, как бешенство, полиомиелит, грипп и др. Было показано, что не только мозаичная болезнь табака, но и многие другие заболевания растений связаны с вирусами.

Строение вирусов. Вирусы представляют собой частицы размером от 10 до 400 нм. Форму и структуру **вирионов** — вирусных частиц удалось изучить только после изобретения электронного микроскопа. Вирионы некоторых вирусов напоминают палочки или нити. У других вирусов они имеют вид правильных многогранников либо близки по форме к шару.

Основными компонентами вируса являются нуклеиновая кислота и окружающая ее белковая оболочка — **капсид** (рис. 65). У одних вирусов внутри капсида находится ДНК, у других — РНК. Это **генóm** (**генетический аппарат**) вируса. В зависимости от типа нуклеиновой кислоты вирусы разделяют на ДНК-содержащие и РНК-содержащие. При этом

молекулы ДНК (либо РНК) у разных видов вирусов могут быть одноцепочечными или двухцепочечными. Количество молекул нуклеиновых кислот в составе генома вирусов варьирует от одной до нескольких.

Вирионы, представленные только генетическим аппаратом и капсидом, называют простыми. У сложных вирионов поверх капсида имеется **суперкапсид** — оболочка, состоящая из липидов и белков (см. рис. 65).

Некоторые вирусы имеют вирионы, состоящие из головки в форме многогранника и стержневидного отростка. Такое строение характерно для некоторых вирусов бактерий (рис. 66). Они были открыты в 1915—1917 гг.

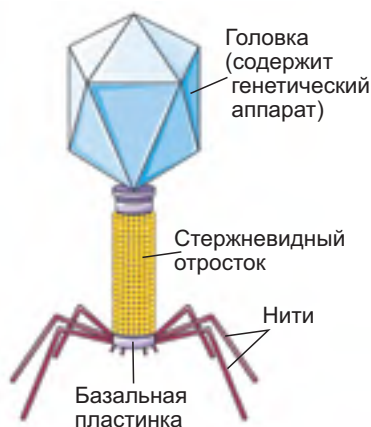


Рис. 66. Строение бактериофага

и названы **бактериофагами**. Если в пробирку с чувствительными к такому вирусу бактериями внести несколько сотен вирионов бактериофагов, через несколько часов почти все бактерии погибнут. Изучение такого действия вирусов привело к открытию характерного для них способа размножения.



В 1 мл морской воды у поверхности океана содержится около 100 млн бактериофагов. Теоретически рассчитанное количество вирусов бактерий на планете Земля оценивается цифрами 10^{30} — 10^{31} . С учетом того что масса одной вирусной частицы составляет примерно 10^{-15} г, общая масса только бактериофагов приблизительно в тысячу раз больше массы всех обитающих на планете слонов. Если расположить в одну линию все бактериофаги Земли, ее длина составила бы приблизительно 10^{21} км или 100 млн световых лет!

Способ существования и размножения вирусов. Химический состав вирионов указывает на то, что вирусы относятся к живой природе. Однако они не проявляют многих признаков живых организмов (вспомните признаки живого). Так, вирусы не имеют клеточного строения, не обладают подвижностью и раздражимостью, не способны расти, для них не характерен обмен веществ. Но вирусы могут *размножаться* и обладают такими свойствами живого, как *наследственность* и *изменчивость*.

Вирусы размножаются только в клетках других организмов. Иначе говоря, все вирусы являются обязательными внутриклеточными паразитами. Известно, что паразитический способ существования характеризуется высокой степенью специфичности — каждому виду паразитов нужны свои виды-хозяева. На примере вирусов это свойство паразитизма проявляется особенно ярко.

Конкретные вирусы способны существовать в клетках строго определенных видов живых организмов. При этом хозяевами для различных вирусов могут быть представители всех царств живой природы. Считается, что для всех видов бактерий, протистов, растений, грибов и животных существуют вирусы, приспособленные паразитировать в их клетках. Более того, в клетках организмов одного вида могут обитать различные вирусы. Далеко не все виды вирусов на сегодняшний день известны науке. Возможно, что их количество превышает число остальных видов биосферы.

Несмотря на такое разнообразие, для всех вирусов характерен общий принцип существования. Вне клетки хозяина любой вирус представляет собой совокупность органических молекул без каких-либо признаков жизни. Но если вирусные частицы оказываются на поверхности клеток хозяина, они проявляют определенную активность. Одни вирусы вводят свою нуклеиновую кислоту в цитоплазму клетки, при этом капсид вирусной частицы остается снаружи. Другие вирусы проникают в клетку как

целостные вирионы. После попадания такого вириона в цитоплазму его капсид разрушается для освобождения вирусной нуклеиновой кислоты.

На стадии взаимодействия вирионов с поверхностью клеток хозяина важнейшую роль играют специальные рецепторные белки вирусных частиц. Их строение определяет возможность или, наоборот, невозможность специфического связывания вирионов с клеткой того или иного типа и способ заражения клетки.

Через некоторое время после проникновения вируса в зараженной клетке начинается реализация наследственной информации, содержащейся в его геноме. Как вы уже знаете из главы 3, реализация генетической информации заключается в синтезе определенных белков. Для этого вирус использует тРНК, аминокислоты и рибосомы клетки хозяина. Основными белками, необходимыми для размножения вируса (т. е. для формирования вирионов нового поколения), являются белки капсида. В рибосомах зараженной клетки эти белки синтезируются в количестве, достаточном для сборки нескольких десятков или даже сотен новых капсидов.

Одновременно с этим в клетке увеличивается количество молекул вирусной нуклеиновой кислоты. Их синтез также осуществляется за счет ресурсов клетки хозяина — ферментов, нуклеотидов, АТФ и др. Вновь образовавшиеся нуклеиновые кислоты вируса самопроизвольно упаковываются в формирующиеся капсиды. Таким образом внутри клетки появляется множество новых вирионов.

Для выхода вирионов нового поколения из зараженной клетки разные вирусы используют различные способы. Один из них — это полное разрушение клетки под воздействием специальных вирусных белков, которые синтезируются в конце процесса размножения вируса. В этом случае все вновь образовавшиеся вирусные частицы освобождаются одновременно.

При другом способе каждый вирион покидает клетку хозяина самостоятельно. Это происходит следующим образом. Сначала вирусная частица прикрепляется к плазмалемме изнутри. Далее этот участок мембраны выпячивается наружу и отделяется от клетки. В результате этого вирусная частица приобретает суперкапсид — дополнительную оболочку из мембраны клетки хозяина, образованную липидами и белками. При таком способе освобождения вирионов клетка хозяина остается живой, а процесс выхода вирусов из нее оказывается более длительным.

Освободившиеся вирионы при попадании на поверхность чувствительных к ним клеток хозяина способны повторить характерный для данного вида вирусов процесс размножения.

Некоторые вирусы после проникновения в клетку хозяина способны переходить в состояние *провируса*. При этом нуклеиновая кислота вируса (или ее копия) встраивается в ДНК клетки хозяина. В таком виде вирус может длительное время сохраняться в клетке, не вызывая образования новых вирусных частиц. Зараженная клетка не изменяет характерного для нее обмена веществ до тех пор, пока какое-либо воздействие не вызовет переход провируса в активное состояние и не начнется размножение вируса.



§25-1

Продолжительность процессов размножения вирусов разных видов не одинакова. Например, у большинства бактериофагов время от момента проникновения вируса в клетку до выхода новых вирусных частиц составляет менее часа. У некоторых вирусов человека процесс размножения в зараженной клетке может занимать несколько суток и более.

В последней четверти XX в. были открыты еще более просто устроенные возбудители заболеваний растений, чем вирусы. Они называются **вириды** и представляют собой замкнутые в кольцо одноцепочечные молекулы РНК. Капсида у виридов нет.



§25-1



Вирусная частица (вирион) состоит из нуклеиновой кислоты, заключенной в белковую оболочку — капсид. У некоторых вирусов имеется суперкапсид — дополнительная оболочка из липидов и белков. Вирусы — внутриклеточные паразиты, они размножаются только в клетках организма-хозяина. Генетическая информация, заключенная в нуклеиновой кислоте вируса, реализуется с использованием веществ и энергии зараженной клетки. Нуклеиновые кислоты и белки вируса синтезируются в клетке отдельно, а затем собираются в новые вирионы. В одной клетке может образоваться множество вирионов. Вышедшие из клетки хозяина вирионы заражают новые клетки. Многообразие вирусов огромно. Вирусы бактерий называются бактериофагами. Более простыми, чем вирусы, неклеточными формами жизни являются вириды.



1. Какие из нижеперечисленных свойств живых организмов характерны для вирусов, а какие нет?

Клеточное строение, рост, размножение, подвижность, раздражимость, наследственность.

2. Каковы размеры и форма вирусных частиц? Какой микроскоп используют для изучения формы и структуры вирусов?

3. Дайте определения понятиям «вирион», «бактериофаг», «вирион», «провирус».
4. Из каких химических веществ состоят вирусы?
5. Охарактеризуйте строение простых и сложных вирионов. Как формируются сложные вирионы? Как устроены бактериофаги?
6. Где и как происходит размножение вирусов?
- 7*. Сравните вирусы и безвредные бактерии по различным признакам. Укажите черты сходства и различия.
- 8*. Как вы думаете, требует ли факт существования вирусов пересмотра одного из основных положений клеточной теории, которое гласит, что элементарной структурной и функциональной единицей всего живого является клетка?

§ 26. Вирусные заболевания и их профилактика

Как вы уже знаете, тип биотических отношений, возникающих между вирусом и его хозяином, относят к паразитизму. Основанием для этого является то, что подавляющее большинство вирусов в ходе своего размножения наносит вред организму хозяина.

При поражении вирусом клетка тратит свои ресурсы не на собственные нужды, а на воспроизводство вирусных частиц, что уже является неблагоприятным воздействием. Многие вирусы в период размножения с помощью специальных белков ограничивают биосинтез ряда собственных белков клетки, что еще больше вредит хозяину. Большинство инфицированных клеток гибнет либо при освобождении новых вирусных частиц, либо в результате истощения своих ресурсов. Все это приводит к развитию тех или иных заболеваний на уровне многоклеточного организма.

Вызываемые вирусами болезни сельскохозяйственных растений и животных наносят человечеству существенный материальный ущерб. Вирусы могут вызывать гибель микроорганизмов, используемых в биотехнологических процессах, нарушая тем самым производство продуктов питания, а также антибиотиков, витаминов и других биологически активных веществ. Особое внимание приходится уделять вирусам, паразитирующим в клетках человека.

Вирусные заболевания человека. Болезни, вызываемые вирусами, относятся к категории наиболее опасных инфекционных заболеваний человека. Многие инфекционные болезни характеризуются способностью поражать большое количество людей одновременно, что существенно снижает возможности оказания необходимой медицинской помощи. Но вирусные заболевания занимают особое положение. Если против инфекций, вызываемых паразитическими бактериями, медицина в XX в. нашла эффективно

действующие лечебные препараты — антибиотики, то противовирусных средств в арсенале врачей существенно меньше.

Дело в том, что суть лечения при инфекционном заболевании сводится к ограничению размножения вызвавшего болезнь микроорганизма. В зависимости от химической природы антибиотики способны воздействовать на определенные структуры клеток бактерий и нарушать тем самым процессы их жизнедеятельности. Подействовать подобным образом на находящиеся вне клетки вирусные частицы практически невозможно, т. к. для них собственный обмен веществ не характерен. Для предотвращения размножения вируса необходимо найти такие вещества, которые бы нарушали тот или иной этап в его размножении, но при этом не оказывали пагубного влияния на жизнедеятельность клетки-хозяина. Сделать это гораздо труднее, поскольку вирус использует для своего размножения именно системы жизнедеятельности клетки. Поэтому в борьбе с вирусными заболеваниями важнейшую роль играет *профилактика* — предотвращение заражения.

Профилактические меры в современной системе здравоохранения предусматривают соблюдение санитарно-гигиенических норм и правил поведения, а также создание активного иммунитета у широких слоев населения.

Профилактика на уровне санитарии и гигиены направлена на предотвращение попадания вирусов в организм человека. Для каждого вида вирусов имеются так называемые «входные ворота». Это те ткани организма, где находятся чувствительные к вирусу клетки. Если вирус сумеет прикрепиться к их поверхности и проникнуть внутрь, начнется процесс его размножения. Как вы уже знаете, одна зараженная клетка становится источником множества новых вирусных частиц. Поэтому количество пораженных вирусом клеток будет стремительно нарастать, что и приведет к появлению симптомов болезни.

Входными воротами для многих вирусов являются слизистые оболочки дыхательной, пищеварительной, выделительной и половой систем. Имеющаяся на них слизь препятствует воздействию вирусов на клетки. Поэтому существенную роль играет количество вирусных частиц, изначально попадающих на слизистую оболочку. Чем меньше их будет, тем менее вероятно начало инфекционного процесса.

Обычно источником вирусных частиц являются болеющие люди. Поэтому контакты с ними, а также с предметами обихода, на которые могли попасть вирусы от больного, необходимо свести к минимуму. При заболеваниях дыхательной системы важной мерой профилактики является использование защитных масок, закрывающих рот и нос. Надевать такие маски следует как болеющим людям, так и контактирующим с ними.

Ношение маски в местах массового скопления людей (общественный транспорт, магазины, места учебы или работы и т. п.) в период объявленных эпидемий существенно уменьшает распространение вирусов.

Мытье рук с мылом и их обработка дезинфицирующими средствами способствует защите от всех групп вирусов, поскольку через инфицированные руки вирус попадает на пищу, предметы обихода и далее в соответствующие входные ворота.

Особое место занимает профилактика *ВИЧ-инфекции*. Возбудитель этого заболевания — вирус иммунодефицита человека (ВИЧ) передается при попадании крови зараженного человека во внутреннюю среду или на слизистые оболочки здоровых людей. Поэтому не следует использовать режущие и колющие предметы (иглы, шприцы, маникюрные инструменты, приборы для нанесения татуировки и т. п.), на которых могла остаться кровь другого человека. Содержащими вирус выделениями человека могут быть также семенная и вагинальная жидкости. С учетом этого рекомендовано вступать в незащищенные половые контакты только с партнерами, которым вы доверяете, либо использовать презервативы. К профилактическим мерам относится и добровольное тестирование на наличие заражения.



ВИЧ-инфекция относится к медленнопротекующим инфекционным заболеваниям. Несмотря на то что полностью излечить зараженного ВИЧ человека современная медицина не в состоянии, сдерживать развитие инфекционного процесса возможно. Существует ряд медицинских препаратов, применение которых уменьшает темпы размножения вируса. Лечение такими препаратами позволяет отдалить на годы наступление смертельно опасного этапа в инфекционном процессе, который называется *синдром приобретенного иммунодефицита (СПИД)*. Смертельная опасность связана с тем, что организм ВИЧ-инфицированного человека перестает защищаться от возбудителей заболеваний. Несмертельные для здоровых людей болезни становятся причиной гибели зараженных ВИЧ.

Описанные выше рекомендации не обязательны для исполнения, их выполнение зависит от личного желания каждого человека. Но при определенных условиях санитарно-гигиенические меры профилактики должны осуществляться в обязательном порядке и под контролем работников эпидемиологических служб. При особо опасных инфекциях может быть объявлен *карантин* — комплекс противоэпидемических и лечебно-профилактических мероприятий, направленных на предотвращение эпидемии. Нарушения карантинного режима преследуются по закону.

Некоторые вирусы попадают в организм человека при укусах кровососущих членистоногих (комаров, клещей, вшей). В этом случае профилактика заключается в ограничении контакта с переносчиками вирусов.

Вирус *бешенства* способен вызвать заболевание не только у человека, но и у ряда видов животных, в том числе и домашних (собаки, кошки). Он поражает нервные клетки, что делает поведение животных более агрессивным. Укусы, нанесенные заболевшим животным человеку, могут привести к его заражению. Поэтому, если вас укусило животное, следует обязательно обратиться к врачу для получения профилактической помощи.

В начале XXI в. к уже известным медицине вирусным заболеваниям человека добавилась *коронавирусная инфекция*. Возбудитель этой болезни ведет свое происхождение от коронавирусов, обитавших в организме летучих мышей. В результате природных генетических изменений появились варианты коронавируса, способные размножаться в клетках человека. Как и другие возбудители заболеваний дыхательной системы (например, вирусы гриппа), коронавирусы передаются от человека к человеку воздушно-капельным путем, поэтому основной мерой профилактики является ограничение контактов между людьми и защита органов дыхания от попадания вирусов с помощью закрывающих рот и нос масок.

Описанные меры профилактики помогают бороться с болезнетворными вирусами, но не решают проблему окончательно. Полностью избавить человечество от той или иной вирусной инфекции можно путем создания у людей искусственного активного иммунитета. Как вы помните из курса биологии 9-го класса, данная форма иммунитета возникает в результате вакцинации (прививки).

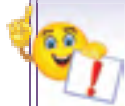
Профилактика с помощью вакцин требует значительно больших материальных и финансовых затрат, но дает очень хорошие результаты. Массовое прививание населения во многих странах мира в течение XX в. привело к значительному сокращению числа случаев заболевания такими вирусными болезнями, как оспа, полиомиелит, гепатит В и др. В 1977 г. Всемирная организация здравоохранения (ВОЗ) объявила об окончательной победе над вирусом натуральной оспы и отмене обязательной вакцинации против этого ранее широко распространенного заболевания.

Объяснение такого эффекта массового прививания кроется в высокой специфичности возбудителей. Поскольку вирус является обязательным паразитом человека (т. е. нигде, кроме клеток человеческого организма, размножаться не может), прививание большинства людей фактически лишает его среды обитания. Численность вируса падает настолько сильно,

что он может полностью исчезнуть. В этом случае проблема связанного с ним заболевания решается полностью и окончательно.

Против вирусов, обладающих высоким уровнем изменчивости, приходится применять особый вариант вакцинопрофилактики. В этом случае используются препараты, представляющие собой сочетание вакцин против нескольких вариантов вируса. Например, для профилактики гриппа проводится ежегодная вакцинация против трех наиболее распространенных в текущем году штаммов возбудителя. Это позволяет не допускать в последние десятилетия эпидемий гриппа, которые еще 15 лет назад ежегодно возникали в большинстве стран. В настоящее время ведется интенсивная работа по созданию подобных поливакцин против коронавирусной инфекции.

Однако для достижения подобных результатов нужна не только огромная многолетняя работа ученых, медицинских работников, создателей и производителей вакцин. Важнейшей составляющей такой профилактики является правильное отношение к вакцинации каждого человека. Если по состоянию здоровья вакцинация вам не противопоказана, то уклоняться от обязательных прививок — значит препятствовать борьбе человечества с возбудителем болезни. Важно и то, что, прививаясь, мы не только сохраняем собственное здоровье, но и защищаем окружающих людей. Чем больше людей привито, тем меньше вероятность заражения тех, кто не мог быть привит.



Вирусы наносят существенный вред сельскому хозяйству и микробиологическому производству. Лечение вирусных заболеваний человека осложнено относительно слабой изученностью вирусов и отсутствием высокоэффективных противовирусных препаратов. Профилактика вирусных болезней человека включает санитарно-гигиенические мероприятия и создание искусственного активного иммунитета. Прививание широких слоев населения — наиболее эффективный путь борьбы с вирусными инфекциями.



1. Почему вирусные заболевания человека в целом более опасны, чем большинство бактериальных?
2. Какие правила следует соблюдать, чтобы не заразиться вирусным заболеванием? От чего зависит выбор конкретных мер предосторожности? Какие меры используют медицинские службы для ограничения распространения безвредных вирусов человека?
3. В чем заключается профилактика заражения вирусом иммунодефицита человека (ВИЧ)?

4. Каким путем можно полностью избавить человечество от конкретной вирусной болезни? Какую работу необходимо проделать ученым и медицинским работникам для достижения желаемой цели?
5. Какова роль каждого человека в борьбе человечества с патогенными вирусами?
- 6*. Как уберечь домашнее животное от вирусных заболеваний?
- 7*. Как вы думаете, в чем заключаются трудности разработки противовирусных вакцин?

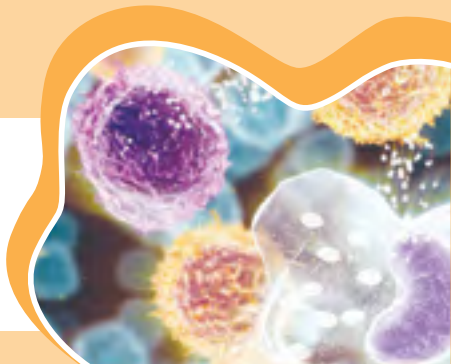
ПОДВЕДЕМ ИТОГИ

Вирусы — особые формы жизни, не имеющие клеточного строения. Вирусные частицы (вирионы) имеют размеры от 10 до 400 нм. Основными компонентами вириона являются нуклеиновая кислота (ДНК или РНК) и окружающая ее белковая оболочка — капсид.

Для вирусов не характерны многие признаки живых организмов, однако они обладают наследственностью, изменчивостью и способностью размножаться. Эти признаки живого проявляются только тогда, когда вирионы (или только молекулы их нуклеиновых кислот) попадают в клетки чувствительных к ним организмов. Вирусы — внутриклеточные паразиты, использующие для размножения ресурсы зараженной ими клетки. Процесс размножения вирусов включает синтез вирусных белков и нуклеиновых кислот в клетке хозяина. Далее они объединяются в вирионы, которые освобождаются из клетки. Одна зараженная вирусом клетка служит местом образования множества новых вирионов.

Каждый вид вирусов использует для размножения клетки определенных видов живых организмов. Размножение вирусов нарушает процессы жизнедеятельности клеток хозяина, что приводит к развитию заболевания. Лучшим способом борьбы с вирусными болезнями человека и животных является вакцинация.

Роль регуляции и иммунной системы в поддержании постоянства внутренней среды организма



Как вы уже знаете, основу жизнедеятельности любого живого организма составляют биохимические реакции, происходящие внутри клеток. Их протекание зависит от наличия в клетке конкретных белков. Появление каждого внутриклеточного белка определяется транскрипцией гена, кодирующего данный белок. Таким образом, управление жизнедеятельностью на уровне одной клетки заключается в регулировании порядка транскрибирования генов. Этот порядок меняется в течение жизни клетки в зависимости от состояния самой клетки и окружающей ее среды.

Одноклеточные организмы постоянно испытывают непосредственное воздействие факторов среды. Они вынуждены самостоятельно перестраивать свой обмен веществ при колебаниях этих факторов, что ограничивает возможности их существования в широком диапазоне условий.

Многоклеточные организмы способны создавать для своих клеток оптимальные условия. Это достигается за счет совместной деятельности клеток, тканей, органов и систем органов. Такая деятельность должна быть координирована. Поэтому у многоклеточных организмов к регуляции на уровне активности генов добавляется регуляция на уровне организма.

§ 27. Регуляция жизненных функций организма

Главным преимуществом жизни клеток в многоклеточном организме по сравнению с одиночным существованием является уменьшение неблагоприятного воздействия факторов окружающей среды. Проживая совместно, клетки за счет своей совокупной жизнедеятельности создают для себя особую среду обитания. Создание и поддержание благоприятной для жизни среды достигается тем, что в многоклеточном организме клетки специализируются для выполнения определенных функций. Такие функции не обязательны для существования каждой конкретной клетки, но важны для выживания организма в целом. Насколько высок уровень такой специализации можно увидеть, сравнивая клетки разных тканей

одного организма. Сравните, например, эритроциты и нейроны человека. Эти клетки очень сильно отличаются по строению, размерам, особенностям процессов жизнедеятельности. Каждая такая специализированная клетка в отдельности существовать не может. Однако действуя совместно, такие клетки создают *внутреннюю среду многоклеточного организма*, которая гораздо лучше приспособлена для жизни клеток, чем среда, окружающая организм в целом.

При этом необходимые для жизни клеток факторы во внешней среде обитания организма могут колебаться в широких пределах, но во внутренней среде они будут оставаться неизменными. Такое постоянство внутренней среды называется **гомеостазисом**.

Регуляция жизненных функций у растений. Основным условием существования растительных клеток является наличие света, углекислого газа, воды и ионов солей. Вегетативные органы растений устроены так, чтобы находящиеся в наземно-воздушной среде клетки получали все необходимое. Клетки основной ткани листьев, которые лучше всего освещены, получают необходимую воду и ионы солей благодаря всасывающей функции корня и проводящей функции стебля. Через устьица к этим же клеткам поступает углекислый газ. В результате процесса фотосинтеза в клетках листьев образуется большое количество богатого энергией органического вещества. Его хватает не только для жизнедеятельности этих клеток. По проводящей ткани богатые энергией углеводы доставляются и тем клеткам растений, на которые свет не попадает. Благодаря этому клетки корней и внутренней части стеблей поддерживают свою жизнедеятельность и выполняют функции, необходимые всему растению.

Чтобы все описанное происходило наилучшим образом, необходима регуляция общих жизненных процессов организма. В растениях она осуществляется благодаря направленному росту органов. Корни растут так, чтобы их клетки могли поглотить наибольшее количество воды и минеральных веществ. Рост и ветвление стеблей направлены на вынос листьев к свету. Генеративные органы растений также выносятся в наилучшие условия для осуществления процессов размножения.

Все это возможно потому, что в различных частях организма растения имеются образовательные ткани. Их клетки постоянно способны к делению, но делятся только тогда, когда на них действуют специальные вещества. Эти вещества называются **фитогормонами**. Под действием фитогормонов ускоряется или замедляется деление клеток и их дифференцировка. Благодаря этому в зависимости от условий окружающей среды происходят сезонные изменения в жизни растений. При благоприятных условиях органы растут и развиваются. При ухудшении условий растение переходит в состояние покоя.

Состав и количество фитогормонов меняется в зависимости от состояния и положения органов на растении. Наглядным примером является регулирование формирования кроны у древесных растений. В зависимости от освещенности той или иной части растения регулируется рост его боковых побегов. Выделяемые верхушечными участками стебля фитогормоны перераспределяются внутри растения так, чтобы рост побегов обеспечивал максимальную освещенность листовой поверхности. При этом часть стеблевых почек под действием этих гормонов переходит в состояние покоя. Если активно растущие побеги повреждаются (например, при обрезке удаляются их верхушечные части), отсутствие выделявшихся ими гормонов приводит к развитию побегов из покоящихся почек. Таким образом растение снова сформирует крону, которая позволит ему наилучшим образом фотосинтезировать.

Регуляция жизненных функций у животных. Строение и функционирование систем жизнеобеспечения в организме животных более сложное. У них для поддержания гомеостаза требуется координированная работа пищеварительной, дыхательной, кровеносной и выделительной систем. Для обеспечения слаженной работы этих систем в организме животных, в отличие от растений, существуют две специализированные регуляторные системы — эндокринная и нервная.

Регуляция работы органов, осуществляемая **эндокринной системой**, по основному принципу сходна с регуляцией у растений. Определенные вещества — *гормоны* — действуют непосредственно на клетки, что приводит к изменению внутриклеточных процессов. Гормоны синтезируются клетками специальных органов — желез внутренней и смешанной секреции. Эти вещества распределяются системой кровообращения по всему организму, но действуют избирательно. Под их действие попадают только те клетки, у которых есть рецепторы к этим гормонам. Такая регуляция называется **гуморальной**. Она позволяет изменить активность клеток сразу во многих тканях и органах.

Нервная система работает по другому принципу. Здесь сигнал передается от управляющего органа — нервного центра к конкретному регулируемому органу. Это достигается за счет многочисленных нервов, соединяющих все органы с центральной нервной системой (ЦНС). В ЦНС по чувствительным волокнам нервов поступает информация о состоянии каждого органа. Здесь она сопоставляется с информацией о состоянии окружающей организм среды, которая поступает от органов чувств. Результатом такой деятельности являются регуляторные сигналы — *нервные импульсы*, которые передаются к органам по двигательным волокнам. В зависимости от этих сигналов работа органов перестраивается.

Нервная регуляция осуществляется во много раз быстрее, чем гуморальная. Она позволяет организму реагировать на очень незначительные



колебания факторов внешней и внутренней среды. Но проведение регуляторных сигналов по нервным клеткам осуществляется с определенными энергетическими затратами. После проведения нервного импульса нейронам приходится восстанавливать оптимальное для них количество молекул АТФ. Поэтому в целом для нервной системы характерна утомляемость, свидетельством которой является периодически наступающее снижение ее активности. В частности, организм человека ежедневно вынужден переходить в состояние сна. Во время сна нервная регуляция не прекращается полностью, а осуществляется на более низком уровне по сравнению с периодом бодрствования. Полное лишение возможности заснуть приводит к нарушениям в работе нервной системы, а длительное отсутствие сна становится смертельно опасным.

С одной стороны, это подчеркивает значимость нервной регуляции, а с другой — позволяет понять, почему при наличии высокоточной и быстродействующей нервной системы в организме животных сохраняется и гуморальная регуляция. Действие гормонов дает возможность при значительно меньших энергетических затратах поддерживать длительно текущие жизненно важные процессы. Прежде всего речь идет об обмене веществ, который должен происходить в организме постоянно в течение всей жизни. Кроме того, длительно протекающие процессы роста и развития также подвержены контролю со стороны желез внутренней и смешанной секреции. Связанные с нарушениями работы этих желез заболевания (о них вы знаете из курса биологии 9-го класса) наглядно подтверждают роль гуморальной регуляции.

Еще одним примером значимости гуморальной регуляции являются ситуации, при которых в активное состояние необходимо одновременно перевести большинство систем организма. Известная каждому из нас мобилизация всех ресурсов организма при ощущении опасности (испуг) определяется во многом быстрым выбросом гормонов, в частности адреналина.

Этот пример демонстрирует взаимосвязь нервной и гуморальной регуляции. Все эндокринные железы и железы смешанной секреции иннервированы, т. е. находятся под контролем нервной системы. Это, с одной стороны, позволяет в определенных ситуациях усилить или ослабить секреторную активность этих органов в зависимости от получаемых нервной системой сигналов. С другой стороны, имеет место влияние концентрации некоторых гормонов на функционирование нервной системы. Поэтому говорят, что деятельность органов, систем органов и всего организма животных находится под контролем так называемой **нейрогуморальной регуляции**.

Понятие о саморегуляции. Живые клетки постоянно используют вещества, потребляют энергию и выделяют продукты жизнедеятельности. Поэтому окружающая клетки среда все время изменяется. А это означает, что регуляция должна происходить постоянно и непрерывно. При любых отклонениях от оптимальных для клеток условий в том или ином органе организма осуществляются процессы, которые возвращают отклонившийся фактор к значению оптимума.

При этом не важно, что вызвало нарушение гомеостаза — внешнее или внутреннее воздействие. Фактически организм реагирует именно на изменения в своей внутренней среде и сам же, за счет изменения деятельности своих органов, меняет свое состояние. Поэтому такую регуляцию в биологии называют **саморегуляцией**.

Таким образом, любой живой организм представляет собой саморегулирующуюся открытую систему. Это проявляется как на уровне каждой клетки, так и на уровне многоклеточного организма в целом. Конечная цель такой регуляции — создание оптимальных условий для протекающих в клетках биохимических реакций. У многоклеточных организмов это достигается путем регулирования активности слаженно действующих органов и систем.



Все живые организмы способны регулировать процессы своей жизнедеятельности. Многоклеточные организмы способны создавать для своих клеток оптимальные условия существования. Это достигается за счет координированной деятельности их органов. У растений такая деятельность регулируется за счет образования определенных веществ — фитогормонов. В организме животных существуют специальные регуляторные системы — нервная и эндокринная. Эти системы действуют совместно. Благодаря им осуществляется нейрогуморальная регуляция, результатом которой является гомеостаз — постоянство внутренней среды организма.



1. В чем заключается основное преимущество жизни клеток в многоклеточном организме?
2. Как называется постоянство внутренней среды организма?
3. Как осуществляется регуляция жизнедеятельности у растений?
4. Какие процессы контролируются эндокринной системой в организме животных?
5. Какова роль нервной системы в поддержании постоянства внутренней среды организма?
- 6*. Почему регуляция жизнедеятельности у животных более сложная, чем у растений?

§ 28. Общая (неспецифическая) защита внутренней среды организма

Для поддержания постоянства внутренней среды животным необходимо защищать ее от проникновения других организмов. Для этого имеются особые приспособления. Лучше всего они развиты у самых сложных по строению животных. Рассмотреть их можно на примере представителя класса Млекопитающие — Человека разумного.

Кожные покровы и слизистые оболочки человека выполняют барьерную функцию. *Кожные покровы* препятствуют проникновению микроорганизмов за счет постоянного отмирания и слущивания клеток верхних слоев эпидермиса. Вместе с ними удаляются и попавшие на поверхность тела микроорганизмы. Для выделяемого на поверхность эпидермиса пота характерна слабокислая среда. Это создает неблагоприятные условия для размножения бактерий. Находящаяся под эпидермисом дерма (собственно кожа) представляет собой плотный механический барьер на пути микроорганизмов. Но при высыхании кожа может растрескиваться и утрачивать свою барьерную функцию. Высыханию кожи препятствует секрет сальных желез, поэтому его также можно отнести к защитным жидкостям.

Границей между внутренней и окружающей средой являются *слизистые оболочки* дыхательной, пищеварительной, выделительной и половой систем. Их барьерная функция определяется высокой регенеративной способностью и постоянно выделяемой слизью. Эта слизь благодаря вязкости препятствует воздействию микроорганизмов на клетки. Ее удаление, например, при кашле или чиханье способствует очищению организма. В состав слизи входят бактерицидные вещества. Главным из них является *лизоцим*, который разрушает клеточную стенку бактерий. При инфекционных заболеваниях количество слизи увеличивается и содержание бактерицидных веществ в ней возрастает.

Лизоцим присутствует также в составе слезной жидкости и слюны. В пищеварительном тракте помимо слизи обеззараживающее действие оказывают *соляная кислота* желудочного сока, *компоненты желчи* и все *пищеварительные ферменты*.

Воспаление. Если целостность покровов нарушается, развивается специальная защитная реакция — **воспаление** (рис. 67, с. 148). В ее реализации принимает участие кровеносная система. Сигналом для начала воспаления служит специальное вещество — *гистамин*. Он выделяется при разрушении клеток любых тканей, а также прижизненно особыми лейкоцитами. Под влиянием гистамина усиливается приток крови к месту

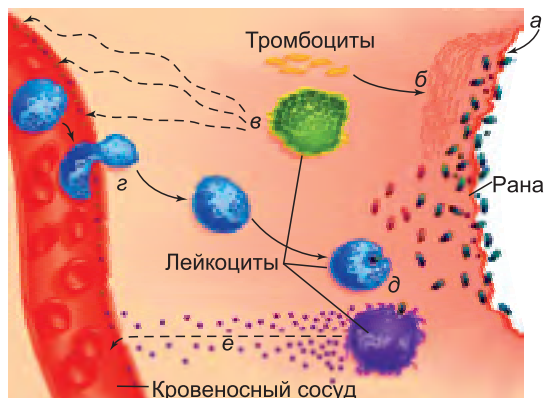


Рис. 67. Условная схема воспалительной реакции: а — проникновение в рану бактерий; б — свертывание крови в месте ранения; в — выделение гистамина; г — выход лейкоцитов из кровеносного сосуда; д — фагоцитоз; е — выделение веществ, привлекающих клетки иммунной системы в очаг воспаления

повреждения и повышается проницаемость стенок капилляров. В результате этого из крови в очаг воспаления поступают специальные защитные белки и лейкоциты.

Лейкоциты поглощают остатки поврежденных клеток и попавшие во внутреннюю среду микроорганизмы. Такая деятельность лейкоцитов называется **фагоцитозом**. Фагоцитоз является отдельной защитной реакцией и может осуществляться без воспаления. Однако в очаге воспаления он проявляется в наибольшей степени.

Принесенные кровью защитные белки также вступают в действие. Главными из них являются **белки системы комплемента**. Они активируются и присоединяются к мембране чужеродных клеток, например бактерий. В результате клетки микроорганизмов разрушаются. Их остатки также фагоцитируются лейкоцитами.

В защите от вирусов важную роль играют другие белки — **интерфероны**. Они образуются в пораженных клетках и препятствуют размножению в них вируса. При этом зараженные клетки выделяют интерфероны в тканевую жидкость. Присоединяясь к соответствующим рецепторам на еще не зараженных клетках, молекулы интерферонов стимулируют противовирусный ответ. Это ограничивает распространение вирусов во внутренней среде.

Для лучшего осуществления защитных реакций в очаге воспаления поддерживается более высокая, чем обычно, температура. Это определяется специальными веществами, выделяемыми в ходе воспаления. Другие специальные вещества приводят к возникновению болевых ощущений. Боль ограничивает использование воспаленного органа, что способствует более быстрому устранению повреждений.

Заканчивается воспаление после полного уничтожения попавших во внутреннюю среду микроорганизмов. Характерные для воспаленного участка симптомы (покраснение, отечность, повышенная температура, боль) постепенно исчезают, а поврежденные ткани восстанавливаются.



В процессе воспаления защитные реакции осуществляются организмом совместно. При этом каждая из них способствует лучшему осуществлению других.

Объединяет эти защитные реакции несколько общих черт. Все они относятся к так называемому первому уровню защиты. Организм готов к их осуществлению постоянно. Проявляются они быстро — в течение нескольких минут или часов. Каждая из них и все они комплексно могут проявляться как ответ на различные повреждающие факторы. Например, воспаление развивается сходным образом в ответ на термическое (ожог), механическое (порез или царапина), биологическое (воздействие бактерий и т. п.) повреждения. Все это позволяет рассматривать защитные свойства покровов, фагоцитоз, функционирование белков системы комплемента и интерферонов как *общие (неспецифические) факторы защиты*.

Эти факторы развились в процессе эволюции вида и передаются по наследству. Благодаря их наличию каждая особь обладает **видовым (врожденным) иммунитетом**. Например, человек не болеет чумкой собак, куриной холерой и еще множеством болезней других видов. Но есть виды возбудителей, которые способны преодолевать защиту первого уровня. Тогда действие общих неспецифических защитных факторов у каждого конкретного человека дополняется защитой второго уровня. Это приводит к развитию **индивидуального (приобретенного) иммунитета**. Как именно реализуется защита второго уровня, вы узнаете из следующего параграфа.



Кожные покровы и слизистые оболочки животных препятствуют проникновению вредных веществ и микроорганизмов. Эпидермис кожи постоянно отмирает и слущивается, что приводит к удалению микроорганизмов. Собственно кожа (дерма) представляет собой прочный механический барьер на пути микроорганизмов. Выделяемая слизистыми оболочками вязкая жидкость препятствует воздействию вредных агентов на клетки эпителия. В слизи содержатся бактерицидные вещества. При нарушении барьерных тканей развивается воспаление. К месту воспаления перемещаются лейкоциты. Они осуществляют фагоцитоз. В очаге воспаления действуют специальные защитные белки — система комплемента. Их действие приводит к разрушению клеток микроорганизмов. Белки интерфероны защищают организм от вирусов. Все это обеспечивает неспецифическую защиту — видовой иммунитет.



1. В чем заключается защитная функция кожных покровов?
2. Как слизистые оболочки препятствуют проникновению микроорганизмов во внутреннюю среду?
3. Какова роль воспаления в защите организма?
4. Что такое фагоцитоз? Какие клетки его осуществляют?
5. От каких возбудителей заболеваний защищают интерфероны?
6. Как действуют белки системы комплемента?
7. Перечислите основные факторы защиты, обеспечивающие видовой иммунитет.

§ 29. Специфическая иммунная защита внутренней среды организма

Как вы уже знаете, неспецифическая защита организма определяется совместным действием кожных покровов, слизистых оболочек и некоторых клеток крови. Она работает постоянно и ее выражение не сильно зависит от того, какой нежелательный фактор действует. Дополняющая ее специфическая защита направлена против конкретного чужеродного агента и не действует против других. Она развивается постепенно и называется *иммунным ответом*.

Для описания иммунных ответов приходится использовать специальный термин — *антиген*. Так называют любое вещество, способное вызвать иммунный ответ. В медицине под антигеном могут понимать конкретного возбудителя болезни, например вирус или бактерию. С точки зрения иммунологии это *сложные антигены*, т. к. они состоят из множества различных молекул — простых антигенов.



Иммунная система. Развитие иммунных ответов на антигены в организме осуществляется благодаря деятельности **иммунной системы**. Она представлена специализированными органами, клетками и выделяемыми этими клетками веществами.

Органами иммунной системы являются *красный костный мозг, тимус (вилочковая железа), селезенка, лимфатические узлы, миндалины*. По значимости их разделяют на первичные (центральные) и вторичные (периферические). К первичным органам иммунной системы относятся красный костный мозг и тимус. В них формируются клетки иммунной системы — лейкоциты.

Некоторые лейкоциты обеспечивают неспецифическую защиту организма. Они запускают и поддерживают воспаление, а также осуществляют фагоцитоз. Для специфической защиты организма важны отдельные группы лейкоцитов: моноциты и лимфоциты.

Моноциты образуются в красном костном мозге и попадают в кровоток. Через несколько часов они выходят через стенки капилляров в различные ткани и превращаются в *тканевые макрофаги*.

Образование всех *лимфоцитов* также начинается в красном костном мозге. Для определенной группы лимфоцитов (*В-лимфоцитов*) он является основным местом созревания. Другие лимфоциты созревают в тимусе (*Т-лимфоциты*).

Тканевые макрофаги, Т-лимфоциты и В-лимфоциты являются теми клетками иммунной системы, которые обеспечивают развитие иммунного ответа.

Развитие первичного иммунного ответа разделяют на несколько этапов. На первом этапе происходит поглощение макрофагами чужеродных частиц, попавших во внутреннюю среду организма. Далее макрофаги перемещаются в лимфатические капилляры и с током лимфы попадают во вторичные органы иммунной системы, например в лимфатические узлы. Здесь осуществляется второй этап в развитии специфической защиты.

Во вторичные органы иммунной системы из кровеносных капилляров постоянно поступают Т-лимфоциты. Макрофаги контактируют с ними, находят Т-лимфоциты нужной специфичности и активируют их на размножение. В результате в организме появляется множество клеток, необходимых для борьбы именно с этим антигеном.

Здесь важно отметить, что Т-лимфоциты различаются не только по специфичности к антигену. При созревании в тимусе Т-лимфоциты разделяются на Т-хелперы и Т-киллеры. *Т-хелперы* (от англ. *helper* — помощник) сами не вступают в борьбу с чужеродным агентом, а помогают активироваться В-лимфоцитам. Для этого они через кровоток переходят из одного вторичного органа иммунной системы в другой, затем в следующий и так далее.

В-лимфоциты также имеют рецепторы для антигенов. Такими рецепторами являются закрепленные в мембране В-лимфоцита антитела. *Антите-ла* — это белковые молекулы, которые могут специфически соединяться с антигеном. Для В-лимфоцитов, как и для Т-лимфоцитов, характерно огромное разнообразие по специфичности в отношении антигенов. В-лимфоциты также постоянно перемещаются из одного вторичного органа иммунной системы в другой. Это увеличивает вероятность встречи появившихся на втором этапе Т-хелперов с В-лимфоцитом нужной специфичности.

Когда такая встреча осуществляется, В-лимфоцит получает от Т-хелпера сигнал активации и начинает делиться. При этом все его потомки сохраняют присущую исходной клетке специфичность рецепторов. То есть и на третьем этапе развития специфической защиты организм во много раз увеличивает количество нужных клеток.



Большая часть размножившихся В-лимфоцитов превращается в *плазматические клетки (плазмоциты)*. Так называются В-лимфоциты, которые из вторичных органов иммунной системы переходят в плазму крови. Они синтезируют и выделяют в кровь огромное количество антител. Эти антитела имеют ту же специфичность, что и рецепторы исходного В-лимфоцита. Антитела связываются с антигеном, что способствует его быстрому уничтожению фагоцитирующими клетками. Сформированная таким образом специфическая защита называется **гуморальным иммунным ответом**.



§29-1

Специфическая защита с участием *Т-киллеров* развивается в тех случаях, когда возбудитель болезни уже успел проникнуть в клетки организма. Как вы уже знаете из главы 4, такими возбудителями чаще всего являются вирусы. В связи с тем что вирусы размножаются внутри клеток, на них не могут подействовать антитела. Т-киллеры убивают пораженные вирусом клетки и тем самым способствуют борьбе с вирусом. Такая защита осуществляется без участия антител и называется **иммунным ответом клеточного типа**.

Иммунные ответы развиваются в течение 7—10 дней. Они сочетаются с продолжающими действовать факторами неспецифической защиты — воспалением, фагоцитозом, работой системы комплемента и др. Это и позволяет полностью очистить внутреннюю среду организма от чужеродных агентов, проще говоря — человек выздоравливает.

Но самое главное то, что после развития специфических защитных реакций (развития *первичного иммунного ответа*) в организме возникает **индивидуальный (приобретенный) иммунитет** к данному возбудителю. Это возможно потому, что, кроме первичных иммунных ответов, в организме развиваются вторичные.

Вторичный иммунный ответ. Его развитие основывается на том, что часть Т- и В-лимфоцитов, которые размножались в ходе формирования первичного иммунного ответа, становятся долгоживущими клетками. Они сохраняют жизнеспособность в течение нескольких лет, в отличие от обычных лимфоцитов, которые живут несколько месяцев. Если в организм снова попадает такой же антиген, иммунный ответ на него развивается в течение нескольких часов. Так происходит потому, что клеток с нужной специфичностью рецепторов во много раз больше, чем перед первичным иммунным ответом. Такой быстрый иммунный ответ называется *вторичным*. Развитие вторичного иммунного ответа не позволяет возбудителю болезни размножиться до такого количества, при котором он бы мог успешно атаковать организм хозяина. Поэтому мы даже не замечаем, что были инфицированы.

Таким образом, приобретенный индивидуальный иммунитет базируется на Т- и В-лимфоцитах, остающихся от первичного иммунного ответа. Благодаря их наличию организм, условно говоря, «помнит» о каждом

чужеродном агенте, который вызвал иммунный ответ. Поэтому такие клетки называют *клетками иммунологической памяти*.

Аллергия. Одной из ситуаций, когда иммунная система создает определенные проблемы, является развитие у людей особых реакций на некоторые вещества. Эти реакции называются аллергическими, а вызывающие их вещества — *аллергенами*.

У человека, имеющего повышенную чувствительность к тому или иному аллергену, при контактах с ним наблюдаются физиологические отклонения от нормы. Степень выраженности таких отклонений варьирует от легкого покраснения участков кожи (диатез у детей) до смертельно опасных затруднений дыхания.

Наиболее распространенными формами аллергии являются пищевая аллергия и аллергия на пыльцу растений. Несмотря на то что вызывать аллергию могут многие вещества, профилактика и оказание помощи при сильно выраженных реакциях имеет общий характер. Профилактические меры заключаются в ограничении, по возможности, контакта с аллергеном. В случае пищевых аллергий из рациона человека исключают содержащие аллерген продукты. При реакции на пыльцу во время цветения многих растений (весна и первая половина лета) ограничивается пребывание в местах возможного контакта с пыльцой.

Оказание помощи заключается в использовании специальных противоаллергических препаратов. Их действие направлено на снятие основных симптомов, которые являются следствием образования гистамина при контакте с аллергеном. Как вы знаете из предыдущего параграфа, гистамин способствует развитию воспаления. При воспалении резко изменяется работа кровеносной системы. И если небольшое воспаление в месте повреждения покровов приносит уже известную вам пользу, то реакция организма на большую дозу аллергена (**аллергическая реакция, или аллергия**) сильно нарушает нормальное физиологическое состояние.

Следует помнить, что противоаллергические препараты не излечивают от аллергии. Они предназначены для снятия симптомов, поэтому их нужно применять либо в период проявления реакции, либо профилактически перед предполагаемым контактом с аллергеном. Например, страдающим аллергией на пыльцу растений антигистаминные (противоаллергические) препараты можно принять непосредственно перед выездом на природу.

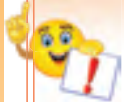
Исследования причин развития аллергических реакций являются одним из приоритетных направлений в современной иммунологии и медицине. На ближайшие десятилетия прогнозируется разработка методов лечения склонных к аллергии людей.



§29-1



§29-1



Специфическую защиту организма — иммунный ответ — осуществляют макрофаги, Т-лимфоциты и В-лимфоциты. В результате их последовательного взаимодействия в течение нескольких дней в организме увеличивается количество Т- и В-лимфоцитов, необходимых для борьбы с определенным чужеродным агентом. В-лимфоциты продуцируют антитела, которые специфически связываются с этим агентом и ускоряют его уничтожение. После первичного иммунного ответа в организме в течение нескольких лет сохраняются Т- и В-лимфоциты данной специфичности — клетки иммунологической памяти. Это обеспечивает приобретенный (индивидуальный) иммунитет. Аллергия является одним из проявлений деятельности иммунной системы. Люди, склонные к аллергии, должны избегать контакта с аллергеном и применять противоаллергические препараты.



1. Что такое антиген?
2. Из чего состоит иммунная система человека?
3. Какие клетки обеспечивают специфическую защиту организма?
4. Какова роль макрофагов в развитии иммунного ответа?
5. Чем отличается гуморальный иммунный ответ от иммунного ответа клеточного типа?
6. На чем основан индивидуальный (приобретенный) иммунитет?
7. В каких случаях деятельность иммунной системы может приводить к нежелательным последствиям?

ПОДВЕДЕМ ИТОГИ

Многоклеточные организмы способны создавать для своих клеток оптимальные условия существования. Эти условия поддерживаются в течение всей жизни организма за счет совместной деятельности всех его органов и систем. У растений такая деятельность регулируется с помощью фитогормонов. У животных постоянство внутренней среды поддерживается специальными системами — нервной и эндокринной. Эти системы действуют совместно, что обеспечивает нейрогуморальную регуляцию.

Особую роль в поддержании гомеостаза у позвоночных животных играет иммунная система. Она обеспечивает как защиту внутренней среды организма от проникновения возбудителей болезней и чужеродных веществ, так и освобождение от них в случае проникновения. Клетки иммунной системы — лейкоциты — осуществляют неспецифические и специфические защитные реакции, благодаря которым у животных имеется видовой (врожденный) иммунитет, а в течение жизни формируется индивидуальный (приобретенный) иммунитет.



Одним из важнейших свойств всего живого является **наследственность** — способность организмов сохранять свои признаки и передавать их при размножении следующим поколениям. Процесс передачи наследственной (генетической) информации от одного поколения другому называется **наследованием**. Вам известно, что большинству видов эукариот свойственно половое размножение. У таких организмов ключевую роль в наследовании играют *мейоз* и *оплодотворение*. При мейозе у каждой особи осуществляется рекомбинация генетического материала и его распределение между половыми клетками. В результате последующего оплодотворения происходит объединение наследственной информации (молекул ДНК), содержащейся в гаметах обоих родителей, и из зиготы начинает развиваться новый организм.

Вспомним, что участки молекулы ДНК, хранящие информацию о структуре определенных белков (а также рРНК и тРНК), называются **генами**. Итогом реализации наследственной информации, содержащейся в генах, является синтез соответствующих *белков*. Каждый белок выполняет определенную функцию, что ведет к проявлению того или иного *признака* организма.

Наследственность обеспечивает преемственность между поколениями, благодаря чему виды живых организмов в течение длительного времени сохраняют присущие им черты. Однако наряду с наследственностью живые организмы обладают также **изменчивостью** — способностью приобретать новые признаки, отличающие их от родительских форм. Изменчивость обуславливает разнообразие особей в пределах каждого вида. Это расширяет возможности адаптации видов живых организмов к меняющимся условиям окружающей среды.

Таким образом, наследственность и изменчивость обеспечивают стабильность и непрерывность существования жизни на Земле. Изучению этих свойств живых организмов посвящена данная глава.

§ 30. Моногибридное скрещивание. Первый и второй законы Менделя

Закономерности наследственности и изменчивости организмов изучает **генетика**. Арсенал этой науки включает разнообразные методы исследований, одним из которых является *гибридологический*. Он основан на скрещивании организмов, различающихся по альтернативным признакам, с последующим анализом этих признаков у полученного потомства. *Альтернативными* называют признаки, которые взаимно исключают друг друга и в норме не могут присутствовать у организма одновременно (резус-положительность и резус-отрицательность у человека, желтая и зеленая окраска семян гороха и т. п.). Скрещивание организмов называется **гибридизацией**, а потомки от скрещивания родительских особей, отличающихся по одной или более парам альтернативных признаков, — **гибридами**.

Для записи скрещиваний применяется следующая символика:

P — родители (от лат. *parentale* — родительский);

♀ — женская особь; ♂ — мужская особь; G — гаметы;

F — потомство (от лат. *filiale* — дочерний) с соответствующими индексами поколений: F_1 , F_2 , F_3 и т. д;

значок « $\times$ » обозначает скрещивание.

Изучение наследственности Г. Менделем. Основные закономерности наследования признаков впервые установил выдающийся австрийский исследователь Г. Мендель в середине XIX в. Для того чтобы выяснить, как наследуются отдельные пары альтернативных признаков, он применил гибридологический метод. Следует отметить удачный выбор Г. Менделем объекта исследований. Им стал горох посевной — неприхотливое растение, которое легко культивируется и приносит многочисленное потомство. Из множества сортов гороха Г. Мендель выбрал те, которые четко различались по семи парам альтернативных признаков (рис. 68).

Горох — самоопыляющееся растение, поэтому особи размножаются «в чистоте» — не скрещиваются с другими особями. Важно то, что Г. Мендель проверял «чистоту» каждого сорта и использовал для проведения скрещиваний только те растения, которые в ряду поколений сохраняли признаки родительских форм. Такие группы организмов принято называть *чистыми линиями*.

Еще одной важной особенностью исследований Г. Менделя было то, что он вел точный учет числа потомков, унаследовавших те или иные родительские признаки. Это позволило Г. Менделю установить количественные закономерности наследования признаков.



Рис. 68. Семь пар альтернативных признаков гороха, наследование которых изучал Г. Мендель

Моногибридное скрещивание. Закон единообразия гибридов первого поколения. В ходе исследований Г. Мендель сначала скрещивал растения чистых линий, которые различались по одной паре альтернативных признаков, затем по двум и т. д. Скрещивание, при котором родительские организмы отличаются друг от друга по одной паре альтернативных признаков, называется **моногибридным**.

В одном из экспериментов Г. Мендель изучал наследование окраски семян гороха. Он скрещивал растения, выросшие из семян желтого цвета, с растениями, выросшими из зеленых горошин. Для того чтобы предотвратить самоопыление, Г. Мендель у растений одного сорта удалял в цветках тычинки, у другого — пестики и проводил гибридизацию путем искусственного опыления. Выяснилось, что все гибридные растения первого поколения имели семена желтого цвета (рис. 69). При этом оказалось неважно, использовались

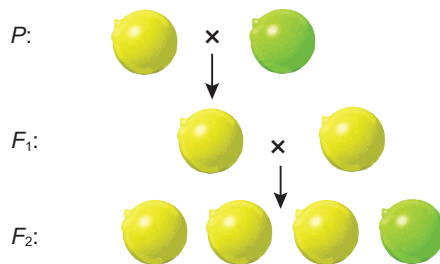


Рис. 69. Схема моногибридного скрещивания

ли родительские растения, выросшие из желтых горошин, в качестве материнских или отцовских. Гибриды первого поколения в любом случае были **единообразными** по желтой окраске семян:

P : ♀ желтые семена $\times$ ♂ зеленые семена
(или ♀ зеленые семена $\times$ ♂ желтые семена)

F_1 : все растения имеют желтые семена.

Скрещивая растения, отличающиеся по другим парам альтернативных признаков, например по форме плодов или окраске цветков, Г. Мендель обнаружил, что во всех случаях у гибридов первого поколения проявлялся только один из двух альтернативных признаков. Явление преобладания одних признаков над другими было названо **доминированием**, а преобладающие признаки — **доминантными**. Признаки, которые не проявлялись у гибридов первого поколения, принято называть **рецессивными**.

Открытая Г. Менделем закономерность носит название **закона единообразия гибридов первого поколения** или **первого закона Менделя**. Согласно этому закону при скрещивании особей чистых линий, отличающихся по одной паре альтернативных признаков, гибриды первого поколения будут **единообразными** по доминантному признаку.

Закон расщепления. Путем самоопыления гибридов первого поколения Г. Мендель получил второе поколение, в котором $\frac{3}{4}$ растений имели желтые семена и $\frac{1}{4}$ — зеленые (см. рис. 69). Появление в потомстве особей, различающихся по альтернативным признакам, называется **расщеплением**. В данном случае наблюдалось расщепление **3 : 1**:

F_1 : ♀ желтые семена $\times$ ♂ желтые семена

F_2 : 3 желтые семена : 1 зеленые семена.

Аналогичное расщепление было обнаружено и при исследовании других пар альтернативных признаков: во втором поколении у 75 % растений проявлялись доминантные признаки, а у 25 % — рецессивные. Таким образом, рецессивные признаки, которые не наблюдались в первом поколении, вновь проявлялись у $\frac{1}{4}$ гибридов второго поколения. Это значит, что данные признаки у гибридов F_1 были подавлены и сохранялись в скрытом состоянии, а не исчезали полностью.

Сущность **закона расщепления**, или **второго закона Менделя**, заключается в том, что при скрещивании гибридов первого поколения между собой во втором поколении наблюдается расщепление по альтернативным признакам в соотношении: 3 части особей с доминантным признаком к 1 части особей с рецессивным признаком.

Результаты исследований Г. Менделя были опубликованы в 1866 г., однако ученые того времени не уделили им должного внимания. Только в 1900 г. трое исследователей из разных стран независимо друг от друга выявили у разных видов растений те же закономерности наследования признаков, что и Г. Мендель. Позже справедливость законов Менделя была подтверждена на животных и других организмах. Таким образом выяснилось, что закономерности, обнаруженные Г. Менделем, носят универсальный характер. Переоткрытие законов Менделя вызвало глубокий интерес к изучению наследования признаков живых организмов и способствовало быстрому развитию генетики.



Генетика изучает наследственность и изменчивость организмов. Основные закономерности наследования признаков впервые выявил Г. Мендель в середине XIX в. Изучая наследование одной пары альтернативных признаков и используя гибридологический метод, он установил, что при скрещивании особей чистых линий, отличающихся по одной паре альтернативных признаков, гибриды первого поколения единообразны по доминантному признаку (закон единообразия гибридов первого поколения, или первый закон Менделя). При скрещивании гибридов первого поколения между собой во втором поколении происходит расщепление по альтернативным признакам в соотношении: 3 части особей с доминантным признаком к 1 части особей с рецессивным признаком (закон расщепления, или второй закон Менделя).



1. Какие свойства живых организмов изучает генетика?
2. На чем основан гибридологический метод генетики? Что такое гибридизация? Какие организмы называются гибридами?
3. Выберите пары альтернативных признаков человека.

Карие глаза — голубые глаза, светлые волосы — курчавые волосы, нормальный слух — врожденная глухота, праворукость (правша) — леворукость (левша), кровь первой группы — резус-отрицательность.

4. Какие группы организмов называют чистыми линиями?
5. Что представляет собой моногибридное скрещивание? Какие закономерности выявил Г. Мендель на основе моногибридного скрещивания? Сформулируйте их.
- 6*. Каким образом можно установить, какой из двух альтернативных признаков является доминантным, а какой — рецессивным?

§ 31. Цитологические основы наследования признаков при моногибридном скрещивании

Понятие о доминантных и рецессивных генах. В своих дальнейших исследованиях Г. Мендель решил выяснить, как будут наследоваться признаки в третьем и последующих поколениях гибридов. Для этого он предоставил гибридам второго поколения возможность самоопыляться и получил третье гибридное поколение.

Было установлено, что все потомки растений, полученных из зеленых горошин, были единообразными и наследовали зеленую окраску семян. Однако в потомстве растений, выращенных из желтых семян, подобной картины не наблюдалось. Лишь $\frac{1}{3}$ особей, полученных из желтых семян, производила единообразное потомство с желтыми горошинами. В то же время $\frac{2}{3}$ особей давали в потомстве расщепление в следующем соотношении: 3 части — желтые и 1 часть — зеленые (рис. 70).

Для объяснения полученных результатов Г. Мендель выдвинул предположение о том, что признаки организма контролируются особыми наследственными факторами. Согласно гипотезе Г. Менделя, доминантный признак определяется доминантным фактором, а рецессивный признак — рецессивным фактором. Эти факторы наследственности передаются от родительских особей потомству через половые клетки. В дальнейшем наследственные факторы, обуславливающие проявление тех или иных признаков, стали называть **генами**. Доминантные гены принято обозначать прописными буквами (например, *A*), рецессивные — строчными (*a*).

Г. Мендель предположил, что каждому признаку конкретной особи соответствуют два фактора, один из которых получен от отцовского организма, а другой от материнского. Поэтому в результате моногибрид-

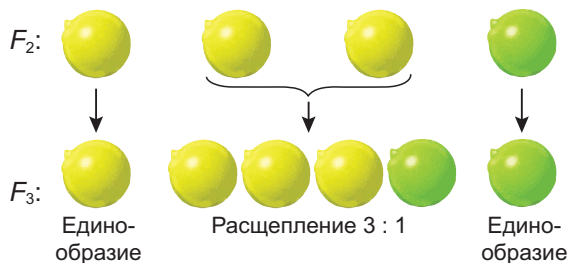


Рис. 70. Схема наследования окраски семян гороха при получении гибридов третьего поколения

ного скрещивания, при котором родители отличались, например, цветом семян, все гибриды первого поколения имели как наследственный фактор *A* (обуславливающий желтую окраску), так и фактор *a* (ответственный за зеленый цвет семян). Поскольку фактор *A* доминирует над фактором *a*, у всех гибридов *F*₁ проявилась желтая окраска семян.

Г. Мендель также полагал, что каждый гибрид первого поколения образует два типа половых клеток: половина гамет содержит фактор A , другая половина — a . Таким образом, парные наследственные факторы при образовании половых клеток разделяются и в каждую гамету попадает только один из них.

Понятие об аллельных генах. Цитологические основы наследования признаков при моногибридном скрещивании. Лишь после того, как были открыты хромосомы, описано их поведение при митозе и мейозе и доказано, что гены располагаются в хромосомах, предположения Г. Менделя нашли научное подтверждение.

Гены, контролирующие различные (альтернативные) формы проявления признака, называются **аллельными генами** или **аллелями**. Установлено, что **аллельные гены располагаются в одинаковых участках (локусах) гомологичных хромосом**. Следовательно, у любого диплоидного организма проявление того или иного признака определяется как минимум *двумя* аллельными генами.

Совокупность всех генов организма называют **генотипом**. Применительно к отдельному признаку словом «генотип» обозначают комбинацию аллельных генов, контролирующих данный признак. Организмы, имеющие одинаковые аллельные гены, называются **гомозиготами**. Различают доминантные гомозиготы (их генотип можно записать как AA) и рецессивные гомозиготы (aa). Особи, имеющие разные аллельные гены, называются **гетерозиготами**, их генотип можно обозначить как Aa .

Гаметы образуются в результате мейоза и содержат гаплоидный набор хромосом. Вспомним, что в анафазе I гомологичные хромосомы, содержащие аллельные гены, расходятся к противоположным полюсам делящейся клетки и в конечном итоге попадают в разные гаметы (рис. 71). Таким образом, два аллельных гена не могут оказаться в одной и той же половой клетке. В каждую гамету попадает лишь один из них.

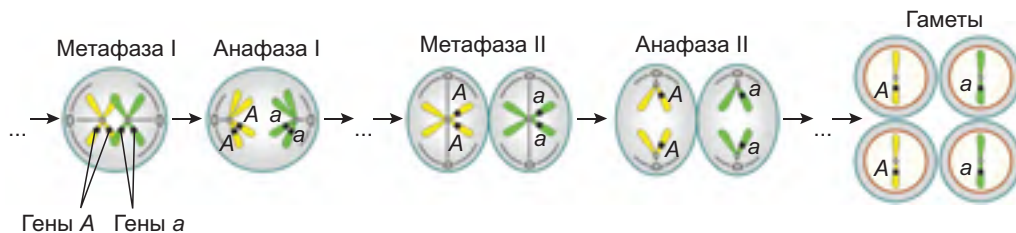


Рис. 71. Схема процессов, происходящих при мейозе и лежащих в основе моногибридного скрещивания

Гомозиготные организмы имеют одинаковые аллельные гены, поэтому у них формируется только *один* тип гамет. У особей с генотипом AA все половые клетки содержат ген A , у организмов с генотипом aa все гаметы содержат ген a . Гетерозиготные особи (Aa) образуют *два* типа гамет в равном соотношении: 50 % половых клеток содержат аллель A , 50 % — аллель a .

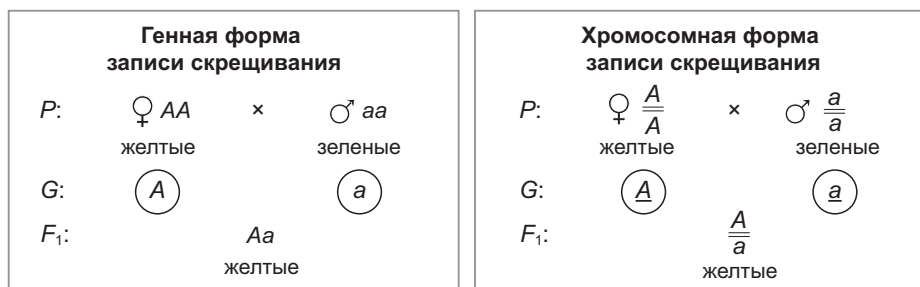
При оплодотворении гаплоидные гаметы родителей сливаются с образованием диплоидной зиготы. В зиготе хромосомы вновь становятся парными. В каждой паре гомологичных хромосом одна является материнской, а другая — отцовской. Значит, у каждого потомка развитие того или иного признака будет определяться двумя аллельными генами, причем один из них унаследован от матери, а другой — от отца.

Вернемся к эксперименту, в котором Г. Мендель изучал наследование окраски семян гороха. Обозначим доминантный ген, обуславливающий желтую окраску, буквой A , и рецессивный ген, определяющий зеленую окраску, — a . Поскольку Г. Мендель использовал в качестве родительских форм особей чистых линий, их генотипы следует записать как AA и aa . Оба родителя — гомозиготы, каждый из них производит гаметы лишь одного типа: у особи с генотипом AA формируются только гаметы A , у особи с генотипом aa — гаметы a .

Слияние гамет привело к образованию зигот, из которых развились гибриды первого поколения. Очевидно, что все они имели генотип Aa и желтую окраску семян (доминантный ген полностью подавил проявление рецессивного).

Запишем данное моногибридное скрещивание. Наиболее распространенными формами записи скрещиваний являются *генная* и *хромосомная*. В первом случае гены записывают «в строчку», без указания хромосом (например, Aa). Во втором случае при записи генотипов аллельные гены размещают друг над другом. При этом двумя черточками обозначают гомологичные хромосомы, в которых эти гены расположены (например, $\frac{A}{a}$).

Здесь и далее используйте одну из форм записи (по указанию учителя).



Хотя растения с желтыми семенами внешне выглядят одинаково, генетически они неоднородны (AA и Aa). Становятся понятными причины разного «поведения» их потомства в третьем и последующих поколениях. При самоопылении среди потомков доминантных гомозигот AA не будет наблюдаться расщепления, как и среди потомков рецессивных гомозигот aa . Гетерозиготные особи Aa будут давать в потомстве расщепление $3 : 1$.

Таким образом, цитологическими основами первого и второго законов Менделя являются расхождение гомологичных хромосом в анафазе I мейоза и случайное слияние (сочетание) гамет при оплодотворении.



Гены, определяющие развитие альтернативных признаков, называются аллельными. Генотип — это совокупность генов, фенотип — совокупность признаков и свойств той или иной особи. Каждый признак диплоидного организма контролируется двумя аллельными генами, причем один из них унаследован от матери, а другой — от отца. Особи, имеющие одинаковые аллельные гены, называются гомозиготами. Они образуют гаметы только одного типа. Организмы, которые имеют разные аллели, называются гетерозиготами. Они формируют два типа гамет в равном соотношении. В основе закономерностей моногибридного скрещивания, установленных Г. Менделем, лежит расхождение гомологичных хромосом в мейозе и случайное слияние гамет при оплодотворении.



1. Какие гены называются аллельными? Где располагаются аллельные гены?
2. Дайте определения понятий «фенотип», «генотип», «гомозигота», «гетерозигота».
3. Почему тот или иной признак организма в большинстве случаев определяется двумя аллельными генами? Почему при образовании гамет в каждую попадает лишь один аллельный ген из пары?
4. Какие цитологические явления лежат в основе закономерностей, обнаруженных Г. Менделем?
- 5*. У человека карий цвет глаз полностью доминирует над голубым. Возможно ли рождение голубоглазого ребенка в семье, где оба родителя кареглазые? Если возможно, то в каком случае и с какой вероятностью? Если невозможно, то почему?
- 6*. Две серые крысы были скрещены с белым самцом. В потомстве первой самки — 7 серых детенышей, в потомстве второй — 5 белых и 4 серых. Какой цвет шерсти доминирует? Запишите оба скрещивания.

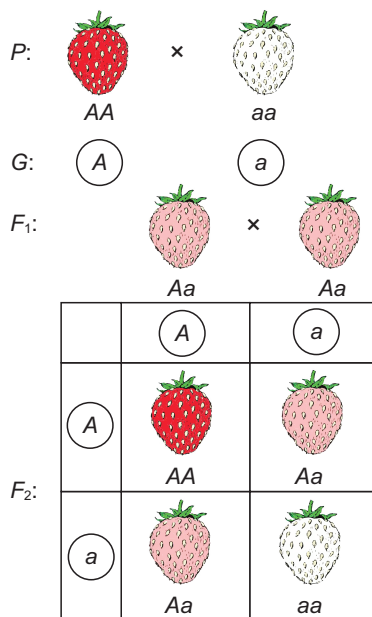
§ 32. Взаимодействие аллельных генов. Анализирующее скрещивание

Взаимодействие аллельных генов. Вы знаете, что гены, контролирующие альтернативные формы проявления определенного признака, называются аллельными. Известно несколько типов взаимодействия аллельных генов.

Полное доминирование — взаимодействие, при котором доминантный аллель полностью подавляет проявление рецессивного аллеля. Вследствие этого доминантный признак проявляется как у гомозигот AA , так и у гетерозигот Aa . Полное доминирование — наиболее распространенный тип взаимодействия аллельных генов. Например, у гороха желтый цвет семян полностью доминирует над зеленым, а гладкая поверхность — над морщинистой. У человека карий цвет глаз полностью доминирует над голубым, резус-положительность — над резус-отрицательностью, праворукость — над леворукостью, шестипалость (нормальным количеством пальцев рук) и т. п.

Некоторые аллельные гены взаимодействуют по типу **неполного доминирования**. В этом случае доминантный признак проявляется только при наличии двух доминантных аллелей в генотипе (AA). Если же организм гетерозиготен (Aa), т. е. имеет лишь один доминантный аллель, в фенотипе проявляется признак, *промежуточный* между доминантным и рецессивным.

Неполное доминирование наблюдается, например, при наследовании окраски плодов¹ земляники. У этого растения гомозиготные особи имеют либо красные (AA), либо белые (aa) плоды (рис. 73). Если скрестить такие



Расщепление 1 : 2 : 1

Рис. 73. Неполное доминирование на примере наследования окраски плодов земляники

¹ Из курса биологии 7-го класса вам известно, что мелкие плодики земляники, развившиеся из завязей, находятся на поверхности разросшегося цветоноса. Оно не является настоящим плодом, но здесь для упрощения условимся называть эту структуру плодом.

растения, у всех гибридов первого поколения проявится промежуточный признак — розовая окраска плодов.

При неполном доминировании признак гетерозиготных особей отличается от признаков обеих гомозигот. Из-за этого во втором поколении наблюдается расщепление по фенотипу не $3 : 1$, как при полном доминировании, а $1 : 2 : 1$. Таким образом, в случае неполного доминирования расщепление по фенотипу совпадает с расщеплением по генотипу. В нашем примере одна часть гибридов второго поколения наследует красный цвет плодов (AA), две части — розовый (Aa) и одна часть — белый (aa).

Следует отметить, что при неполном доминировании понятия «доминантный ген (признак)» и «рецессивный ген (признак)» являются условными. Их можно использовать исключительно ради удобства. Так, для рассмотренного выше примера можно сказать, что у земляники красная окраска плодов не полностью доминирует над белой, либо наоборот — белая не полностью доминирует над красной.

По типу неполного доминирования наследуются и другие признаки живых организмов. Некоторые из них представлены в таблице 15 (не для запоминания).

Таблица 15. Некоторые признаки, при наследовании которых наблюдается неполное доминирование

Организм	Признаки гомозигот	Признак гетерозигот (промежуточный)
Человек	Курчавые или прямые волосы	Волнистые волосы
Курица	Черное или белое оперение	Серое оперение
Редис	Длинные или круглые корнеплоды	Овальные корнеплоды
Ночная красавица (растение)	Красные или белые цветки	Розовые цветки

Еще одним типом взаимодействия аллельных генов является **кодминирование**. В случае кодминирования у гетерозиготных особей полностью проявляются оба аллельных гена. Классическим примером кодминирования является взаимодействие генов у человека с кровью четвертой группы (по системе ABO).

Группы крови O, A, B и AB определяются геном I . Известны три разновидности этого гена: I^A , I^B , I^O . Аллельные гены I^A и I^B полностью доминируют над I^O , а между собой взаимодействуют по типу кодминирования.

Ген I^A обуславливает наличие на мембранах эритроцитов антигена А, ген I^B определяет наличие другого антигена — В. Следовательно, у людей с генотипами $I^A I^A$ и $I^A I^0$ эритроциты несут только антиген А — это кровь *второй* (А) группы. У людей с генотипами $I^B I^B$ и $I^B I^0$ красные кровяные клетки содержат только антиген В — это кровь *третьей* (В) группы. Человек с генотипом $I^0 I^0$ имеет кровь *первой* (0) группы — на поверхности его эритроцитов отсутствуют антигены А и В.

У гетерозигот с генотипом $I^A I^B$ гены I^A и I^B не подавляют проявление друг друга, а кодоминируют. Каждый из них в полной мере выполняет свою функцию, поэтому эритроциты содержат оба антигена (А и В). В результате этого возникает качественно новый признак — кровь *четвертой* группы.

Множественный аллелизм. Окраска семян гороха, наследование которой изучал Г. Мендель, определяется двумя аллелями — доминантным и рецессивным. Однако многие гены представлены не двумя, а большим числом аллелей. Например, ген, определяющий у человека группы крови (по системе АВ0), как уже отмечалось, существует в трех формах — I^A , I^B , I^0 .

Явление существования гена более чем в двух аллельных формах называется **множественным аллелизмом**. При этом у любого организма, соматические клетки которого содержат диплоидный набор хромосом, имеется не более двух аллелей каждого гена.

Множественные аллели нередко образуют серии, в которой каждый предыдущий аллель доминантен по отношению к последующим. Так, ген, определяющий цвет шерсти кролика, представлен несколькими аллельными формами (рис. 74). При этом аллель C , обуславливающий черную окраску, доминирует над аллелями шиншилловой (c^{ch}), гималайской (c^h) и белой (c^a) окраски. Ген, контролирующий шиншилловую окраску, доминирует над генами, определяющими гималайскую и белую. И наконец,

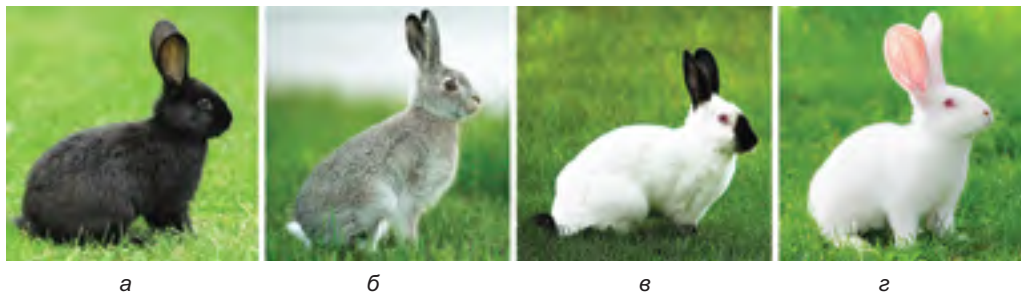


Рис. 74. Окраска шерсти кроликов:

а — черная; б — шиншилловая; в — гималайская; г — белая



аллель c^h доминантен по отношению к аллелю c^a . Это можно выразить в виде: $C > c^h > c^h > c^a$. Подобным образом взаимодействуют гены, контролирующие окраску глаз у плодовой мушки дрозофилы (красная > коралловая > вишневая > абрикосовая и т. д. до белой), форму белых пятен на листьях клевера ползучего и др.

Анализирующее скрещивание. При полном доминировании одного аллеля над другим организмы, имеющие доминантный фенотип, могут иметь разные генотипы — AA или Aa . Как определить генотип особи, обладающей доминантным признаком? Это можно сделать по результатам скрещивания исследуемой особи с рецессивной гомозиготой (aa). Такое скрещивание называется **анализирующим**.

Например, у томатов ген, который определяет появление круглых плодов, полностью доминирует над геном, обуславливающим грушевидную форму. Допустим, что нужно установить генотип растения с круглыми плодами. Введем обозначения соответствующих генов: A — круглые плоды, a — грушевидные. Исследуемое растение может иметь генотип AA либо Aa . В этом случае записывают *фенотипический радикал* — ту часть генотипа, которая определяет фенотип организма. В нашем случае фенотипический радикал следует записать в виде A —.

Скрестим исследуемую особь с рецессивной гомозиготой, т. е. с растением, имеющим грушевидные плоды:

$$P: \underset{\text{круглые}}{A\text{—}} \times \underset{\text{грушевидные}}{aa}$$

Рассмотрим два варианта анализирующего скрещивания (рис. 75), используя два возможных генотипа исследуемого растения (AA и Aa). Потомство, полученное при анализирующем скрещивании, принято обозначать как F_a .

Обратите внимание, что в первом случае в потомстве наблюдается единообразие гибридов, а во втором — расщепление 1 : 1.

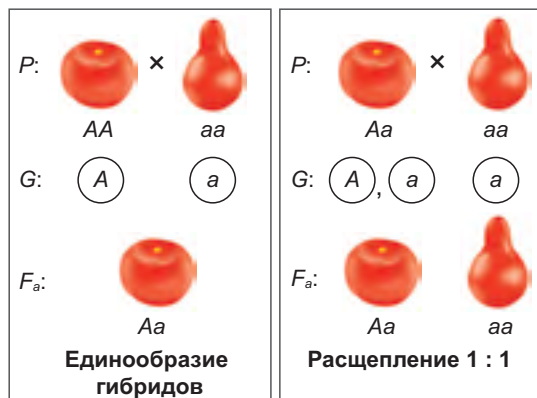


Рис. 75. Анализирующее скрещивание

Итак, если потомство, полученное при анализирующем скрещивании, *единообразно* по доминантному признаку, то анализируемая особь является гомозиготной (AA). Если же в потомстве наблюдается *расщепление*, исследуемый организм является гетерозиготным (Aa).

Следовательно, **анализирующее скрещивание** — это скрещивание особи, имеющей доминантный фенотип, с гомозиготной рецессивной особью для выявления генотипа анализируемой особи.

На примере анализирующего скрещивания вы убедились, что на основании признаков полученного потомства можно устанавливать генотипы родительских форм. В ряде случаев результаты проведенных скрещиваний позволяют также определить тип взаимодействия генов, особенности их фенотипического проявления и т. д. (табл. 16).

Таблица 16. Выводы, которые можно сделать на основании результатов моногибридного скрещивания

Явление, наблюдаемое в потомстве	Информация о родительских особях и особенностях взаимодействия генов
Единообразие гибридов по доминантному признаку	Родители — гомозиготы, например $AA \times aa$, полное доминирование
Единообразие гибридов по промежуточному признаку	Родители — гомозиготы, например $AA \times aa$, неполное доминирование
Расщепление 3 : 1	Родители — гетерозиготы, например $Aa \times Aa$, полное доминирование
Расщепление 1 : 2 : 1 (50 % потомков с промежуточным признаком)	Родители — гетерозиготы, например $Aa \times Aa$, неполное доминирование
Расщепление 1 : 1	Один из родителей гетерозиготен, другой гомозиготен, например $Aa \times aa$ (при неполном доминировании также $Aa \times AA$)



Основными типами взаимодействия аллельных генов являются полное доминирование, неполное доминирование и кодоминирование. При полном доминировании доминантный аллель полностью подавляет проявление рецессивного, из-за чего гетерозиготы обладают доминантным признаком. В случае неполного доминирования у гетерозигот проявляется признак, промежуточный между доминантным и рецессивным. При кодоминировании аллельные гены равноценно участвуют в формировании качественно нового признака у гетерозиготной особи. Существование гена более чем в двух аллельных формах называют множественным аллелизмом. Анализирующее скрещивание — это скрещивание особи, имеющей доминантный фенотип, с гомозиготной рецессивной особью. По результатам анализирующего скрещивания можно установить генотип анализируемой особи.



1. Какие типы взаимодействия аллельных генов вам известны?
2. Чем полное доминирование отличается от неполного? Приведите примеры.
3. Допустим, что у определенного вида растений широкие листья доминируют над узкими. Скрестили два гетерозиготных растения. Потомство с какими фенотипами и в каком соотношении следует ожидать, если гены, контролирующие ширину листьев, взаимодействуют по типу полного доминирования? По типу неполного доминирования?
4. Что такое кодоминирование? Какой тип взаимодействия наблюдается между генами I^B и I^O , определяющими группу крови человека? Между генами I^A и I^B ?
5. Какое явление называют множественным аллелизмом? Может ли у конкретного человека быть три разных аллеля, определяющих группу крови (по системе ABO)? Почему?
6. Что представляет собой анализирующее скрещивание? Как по результатам анализирующего скрещивания можно установить генотип особи, обладающей доминантным фенотипом?
- 7*. У Ивана и Марии четверо детей. Все они имеют разные группы крови: I, II, III и IV. Определите группы крови и генотипы Ивана и Марии.
- 8*. Окраска оперения у кур наследуется по типу неполного доминирования (черное оперение доминирует над белым, промежуточный признак — серое оперение). Серых кур скрестили с серыми петухами. Известно, что еще до оплодотворения погибает 70 % гамет, несущих рецессивный аллель, и 30 % гамет, несущих доминантный аллель. Определите процентное соотношение потомков со всеми возможными фенотипами.

§ 33. Дигибридное скрещивание. Третий закон Менделя

Дигибридное скрещивание. Закон независимого наследования признаков. Скрещивание, при котором родительские особи различаются по двум парам альтернативных признаков, называют **дигибридным**. Если родители отличаются по многим парам альтернативных признаков, скрещивание называется **полигибридным**.

Установив закономерности наследования отдельных пар альтернативных признаков с помощью моногибридного скрещивания, Г. Мендель приступил к опытам по дигибриднему скрещиванию. Он провел серию экспериментов, в которых подвергал гибридизации чистые линии гороха, отличающиеся по двум парам признаков. Так, в одном из опытов родительские особи различались по окраске семян и форме их поверхности (рис. 76). Одни растения имели желтые гладкие семена, другие — зеленые морщинистые. В первом поколении наблюдалось единообразие гибридов — все они имели желтые гладкие семена. Значит, у гороха желтая окраска полностью доминирует над зеленой, а гладкая поверхность — над морщинистой.

Путем самоопыления гибридов первого поколения Г. Мендель получил второе поколение. В соответствии с законом расщепления у гибридов F_2 проявились не только доминантные, но и рецессивные признаки. При этом

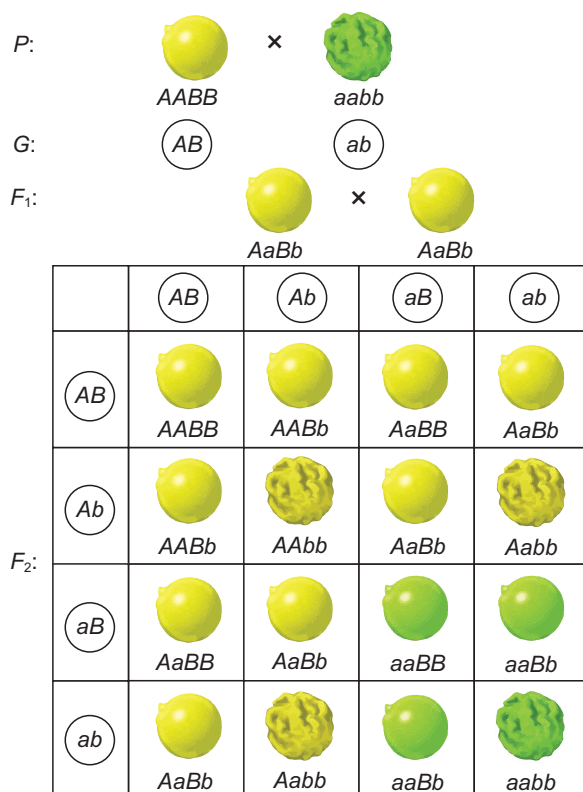


Рис. 76. Дигибридное скрещивание растений гороха, отличающихся цветом и поверхностью семян (A — желтые, a — зеленые, B — гладкие, b — морщинистые)

наблюдались все возможные сочетания признаков семян: желтые гладкие, желтые морщинистые, зеленые гладкие и зеленые морщинистые в соотношении $9 : 3 : 3 : 1$.

Таким образом, было получено потомство четырех фенотипических классов: доминантные по обоим признакам — $\frac{9}{16}$; доминантные по первому признаку и рецессивные по второму — $\frac{3}{16}$, рецессивные по первому и доминантные по второму — $\frac{3}{16}$, рецессивные по обоим признакам — $\frac{1}{16}$ часть.

Проанализируем наследование каждой пары альтернативных признаков в отдельности. Желтый цвет имели 12 частей семян, зеленый — 4 части. Следовательно, расщепление по окраске семян составляет $3 : 1$, как и при моногибридном скрещивании. Такая же картина наблюдается и при анализе расщепления по форме поверхности семян — 12 гладких

и 4 морщинистых, т. е. $3 : 1$. Это говорит о том, что при дигибридном скрещивании расщепление по каждой паре альтернативных признаков происходит *независимо*. Значит, дигибридное скрещивание, по сути, представляет собой два независимых моногибридных.

В последующих опытах Г. Мендель установил, что независимое наследование признаков наблюдается и при полигибридном скрещивании. Данная закономерность была названа **законом независимого наследования признаков** или **третьим законом Менделя**. Этот закон звучит следующим образом: **при скрещивании особей, различающихся по двум и более парам альтернативных признаков, гены и соответствующие им признаки наследуются независимо и комбинируются во всех возможных сочетаниях.**

Цитологические основы закона независимого наследования признаков. В рассмотренном эксперименте Г. Мендель изучал наследование двух пар альтернативных признаков. Очевидно, что цвет семян и форма их поверхности определяются двумя разными парами генов. Обозначим аллель желтой окраски A , зеленой — a , гладкой формы — B , морщинистой — b .

Гены, контролирующие разные пары признаков (т. е. неальтернативные признаки), называются **неаллельными**. Они располагаются **в разных парах хромосом** или **в разных участках (локусах) гомологичных хромосом**. В данном случае гены, определяющие окраску (A и a), неаллельны по отношению к генам, обуславливающим форму поверхности семян (B и b). Предположим, что эти пары аллелей находятся в негомологичных хромосомах, т. е. в разных парах хромосом.

Родительские растения имеют генотипы $AABB$ и $aabb$. Организмы, гомозиготные по двум парам генов, называются *дигомозиготами*. В гаметы попадает *по одному гену из каждой пары*. Значит, у дигомозиготных родителей формируется лишь один тип гамет: у одного — AB , у другого — ab . В результате оплодотворения развивается первое поколение гибридов. Все они имеют желтые гладкие семена, что обусловлено генотипом $AaBb$. Особи, гетерозиготные по двум парам генов, называются *дигетерозиготами*. Сколько типов гамет образуют дигетерозиготные особи?

Вам известно, что в анафазе I мейоза гомологичные хромосомы растягиваются к разным полюсам клетки. При этом расхождение каждой пары хромосом происходит независимо от других пар. Негомологичные хромосомы расходятся к полюсам случайным образом, образуя различные комбинации (рис. 77). Следовательно, ген A может оказаться в одной половой клетке с геном B или с геном b . Точно так же ген a может попасть в одну гамету с геном B либо с геном b . Вследствие этого дигетерозиготные особи образуют четыре типа гамет: AB , Ab , aB , ab в равном соотношении — по 25 %.

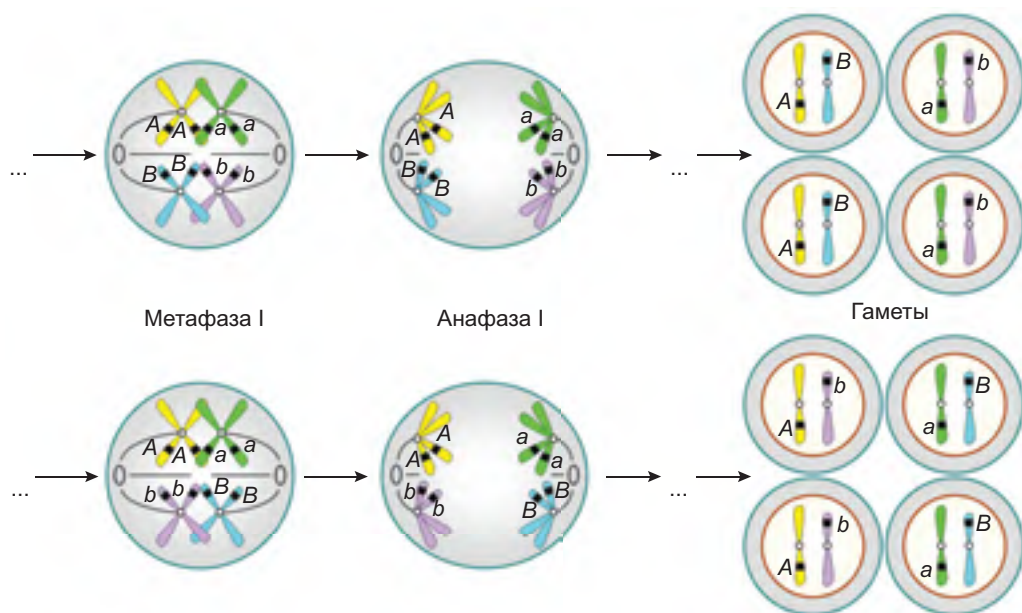


Рис. 77. Схема независимого расхождения гомологичных хромосом и образования гамет у дигетерозиготной особи

Случайное слияние половых клеток при оплодотворении ведет к образованию различных типов зигот, а значит, и потомков. Используя фенотипические радикалы, расщепление по фенотипу во втором гибридном поколении (при условии, что аллели каждой пары взаимодействуют по типу полного доминирования) можно записать в виде:

$$9A-B- : 3A-bb : 3aaB- : 1aabb.$$

Таким образом, в основе независимого наследования лежит:

1) случайное расхождение негомологичных хромосом в анафазе I мейоза, которое приводит к образованию гамет с различными комбинациями генов;

2) случайное слияние гамет при оплодотворении, что обуславливает формирование разных типов зигот.

Доказать, что у дигетерозиготной особи образуются половые клетки четырех типов, причем в равном соотношении, можно с помощью анализирующего скрещивания. Для этого дигетерозиготный горох, имеющий желтые гладкие семена, скрестим с рецессивной дигомозиготой. В потомстве

будет наблюдаться четыре фенотипических (и генотипических) класса в соотношении $1 : 1 : 1 : 1$, т. е. по 25 %. Это свидетельствует о равновероятном формировании четырех типов гамет у анализируемого родителя.

F_1 :	♀ $AaBb$ желтые гладкие	×	♂ $aabb$ зеленые морщинистые	
G :	AB , Ab , aB , ab		ab	
F_2 :	$AaBb$ желтые гладкие	$Aabb$ желтые морщинистые	$aaBb$ зеленые гладкие	$aabb$ зеленые морщинистые



Гены, контролирующие развитие различных (неальтернативных) признаков, называются неаллельными. Они могут располагаться в разных парах хромосом (в негомологичных хромосомах) либо в разных локусах гомологичных хромосом. Если неаллельные гены находятся в негомологичных хромосомах, то в ходе мейоза гены каждой пары случайным образом, независимо от других пар, распределяются между гаметами. Это ведет к формированию половых клеток с разными сочетаниями генов. Случайное слияние гамет при оплодотворении приводит к образованию разных типов зигот. Эти явления лежат в основе независимого наследования признаков, которое наблюдал Г. Мендель в опытах по дигибридному и полигибридному скрещиванию. Он установил, что при скрещивании особей, различающихся по двум и более парам альтернативных признаков, гены и соответствующие им признаки наследуются независимо и комбинируются во всех возможных сочетаниях. Эта закономерность названа законом независимого наследования признаков или третьим законом Менделя.



1. Что представляет собой дигибридное скрещивание? Полигибридное?
2. В чем заключается суть закона независимого наследования? Какие цитологические основы обуславливают независимое наследование генов и соответствующих им признаков?
3. Какое расщепление по генотипу и по фенотипу будет наблюдаться в потомстве, если дигетерозиготную особь подвергнуть анализирующему скрещиванию? Какое расщепление по фенотипу наблюдается в результате скрещивания дигетерозигот между собой?
4. Выпишите все типы гамет, которые образуют особи с генотипами: $AAbb$, $AaBb$, $aaBb$, $AaBbDd$.

5*. Окраска цветков ночной красавицы наследуется по типу неполного доминирования (красные цветки доминируют над белыми, у гетерозигот цветки розовые), а высокий стебель полностью доминирует над карликовым. Скрещивают два дигетерозиготных растения. Сколько процентов растений первого поколения унаследуют: а) карликовый стебель и розовые цветки; б) высокий стебель и красные цветки; в) карликовый стебель и белые цветки; г) высокий стебель и розовые цветки?

6*. У человека темный цвет волос полностью доминирует над светлым, а нормальный слух — над врожденной глухотой. У светловолосого мужчины, глухого с рождения, есть темноволосый сын с нормальным слухом и дочь со светлыми волосами, у которой проявилась наследственная глухота. Установите генотип матери этих детей. Какова вероятность рождения в этой семье ребенка с фенотипом матери?



§ 33-1

§ 34. Хромосомная теория наследственности

Как уже отмечалось, Г. Мендель, установивший важнейшие закономерности наследования, выдвинул предположение о существовании особых наследственных факторов, контролирующих признаки живых организмов. Однако материальная природа этих факторов, впоследствии названных генами, долгое время оставалась невыясненной. Лишь в начале XX в., после переоткрытия законов Г. Менделя, цитологи обратили внимание на связь гипотетических наследственных факторов с поведением хромосом при мейозе и оплодотворении. В 1902—1903 гг. немецкий эмбриолог Т. Бовери и американский цитолог У. Саттон (фамилии приведены не для запоминания) независимо друг от друга пришли к выводу, что именно хромосомы и являются носителями менделевских факторов. Однако ученые не смогли предоставить четких доказательств своей правоты, поэтому их предположение в течение нескольких лет так и оставалось «хромосомной гипотезой».

Хромосомная теория наследственности. Сцепленное наследование. Убедительные доказательства того, что гены располагаются в хромосомах, были получены в 1910 г. американским генетиком, будущим лауреатом Нобелевской премии (1933 г.) Т. Морганом. Многочисленные эксперименты Моргана и его сотрудников привели к ряду важнейших открытий, которые легли в основу **хромосомной теории наследственности**. Одно из положений этой теории можно сформулировать следующим образом: **гены расположены в хромосомах в линейном порядке и занимают определенные участки — локусы, причем аллельные гены находятся в одинаковых локусах гомологичных хромосом.**

Закон независимого наследования (третий закон Менделя) справедлив только в том случае, если неаллельные гены находятся в разных парах хромосом. Однако количество генов у живых организмов значительно

больше числа хромосом. Например, у человека около 25 тыс. генов, а количество хромосом — 23 пары ($2n = 46$), у плодовой мушки дрозофилы приблизительно 14 тыс. генов и всего 4 пары хромосом ($2n = 8$). Следовательно, каждая хромосома содержит множество генов. Будут ли гены, локализованные в одной хромосоме, наследоваться независимо? Очевидно, что нет.

Гены, расположенные в одной хромосоме, образуют группу сцепления и наследуются вместе. Такое совместное наследование генов Т. Морган называл **сцепленным наследованием** (в отличие от независимого). Гомологичные хромосомы каждой пары содержат гены, контролирующие одни и те же признаки, поэтому **количество групп сцепления равно числу пар хромосом**. Например, у человека 23 группы сцепления, а у дрозофилы — 4.

Вам известно, что при независимом наследовании дигетерозиготная особь, например $\frac{A}{a} \frac{B}{b}$, образует четыре типа гамет в равном соотношении, т. е. по 25 %: $\underline{AB}$, $\underline{Ab}$, $\underline{aB}$ и $\underline{ab}$. Это обусловлено тем, что неаллельные гены находятся в разных парах хромосом. Если же они расположены в гомологичных хромосомах, следовало бы ожидать, что дигетерозигота $\frac{AB}{ab}$ будет производить лишь два типа гамет: 50 % $\underline{AB}$ и 50 % $\underline{ab}$. Обратите внимание на то, что сцепленные гены записываются в одну хромосому.

Однако Т. Морган обнаружил, что в большинстве случаев дигетерозиготные особи образуют не два типа гамет, а четыре. Кроме ожидаемых $\underline{AB}$ и $\underline{ab}$, формируются также гаметы с новыми комбинациями генов: $\underline{Ab}$ и $\underline{aB}$,

но в меньшем процентном соотношении, чем при независимом наследовании. Рассмотрим один из опытов, в котором Т. Морган изучал наследование сцепленных генов у дрозофилы.

Чистую линию дрозофил, имеющих серое тело и нормальные (длинные) крылья, скрестили с чистой линией, особи которой имели черное тело и зачаточные крылья (рис. 78). Полученные гибриды первого поколения в соответствии с первым законом Менделя были единообразными — серыми с нормально развитыми крыльями. Следовательно, у дрозофилы серое тело (A) полностью доминирует

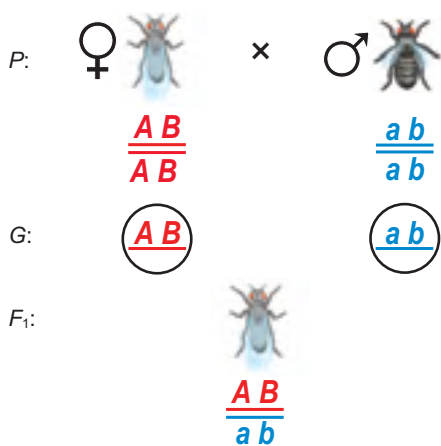


Рис. 78. Скрещивание чистых линий дрозофилы

над черным (a), а нормальные крылья (B) — над зачаточными (b). Все гибриды первого поколения — дигетерозиготы.

Затем было проведено анализирующее скрещивание (рис. 79). Дигетерозиготную самку из гибридного поколения скрестили с рецессивным дигомозиготным самцом (черное тело и зачаточные крылья). В потомстве было получено по 41,5 % особей с серым телом, нормальными крыльями и черным телом, зачаточными крыльями, а также по 8,5 % мух с серым телом, зачаточными крыльями и черным телом, нормальными крыльями.

Если бы гены, определяющие цвет тела и развитие крыльев, находились в разных парах хромосом, соотношение фенотипических классов было бы равным — по 25 %. Но этого не наблюдалось, значит, гены находятся в гомологичных хромосомах и наследуются сцепленно.

Несмотря на сцепление генов, самка $\frac{AB}{ab}$ производила не два, а четыре типа гамет. Однако гамет с исходными сочетаниями сцепленных генов формировалось намного больше ($\frac{AB}{ab}$ и $\frac{aB}{ab}$ вместе составили 83 %), чем с новыми их комбинациями (сумма $\frac{Ab}{ab}$ и $\frac{aB}{ab}$ равна 17 %).

Было выяснено, что причиной появления хромосом с новыми комбинациями родительских генов является **кроссинговер**. Вы знаете, что этот процесс происходит в профазе I мейоза и представляет собой обмен соответствующими участками между гомологичными хромосомами. Таким образом, **кроссинговер препятствует полному (абсолютному) сцеплению генов**. Гаметы, которые образуются в результате кроссинговера, и особи, которые развиваются при участии таких гамет, называются *кроссоверными* или *рекомбинантными*. В рассмотренном эксперименте гаметы $\frac{Ab}{ab}$ и $\frac{aB}{ab}$ являлись кроссоверными, а гаметы $\frac{AB}{ab}$ и $\frac{ab}{ab}$ — некроссоверными (см. рис. 79).

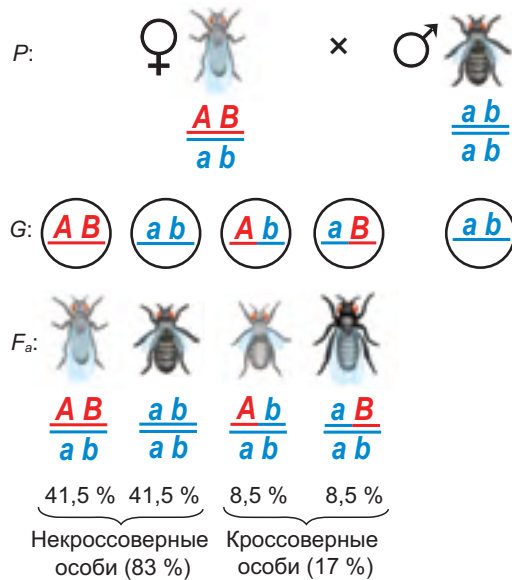


Рис. 79. Анализирующее скрещивание дигетерозиготной самки дрозофилы



Кроссинговер между сцепленными генами происходит с определенной вероятностью (частотой). Для расчета частоты кроссинговера (rf , от англ. *recombination frequency* — частота рекомбинации) можно пользоваться следующей формулой:

$$rf = \frac{\text{сумма кроссоверных гамет (особей)}}{\text{общее количество гамет (особей)}} \times 100 \, \%.$$

Таким образом, между генами A и B , контролирующими цвет тела и длину крыльев дрозофилы, кроссинговер происходит с частотой: $rf_{AB} = 17 \, \%$.

Дальнейшие исследования, проведенные Т. Морганом и сотрудниками его лаборатории, показали, что **частота кроссинговера пропорциональна расстоянию между генами, расположенными в одной хромосоме**. Чем **больше** расстояние между сцепленными генами, тем **чаще** между ними происходит кроссинговер. И наоборот, чем **ближе** друг к другу расположены гены, тем **меньше** частота кроссинговера между ними. Чем объясняется эта закономерность?

В профазе I мейоза при конъюгации гомологичных хромосом взаимный обмен участками между хроматидами осуществляется произвольно, в любой их точке. Рассмотрим рисунок 80.

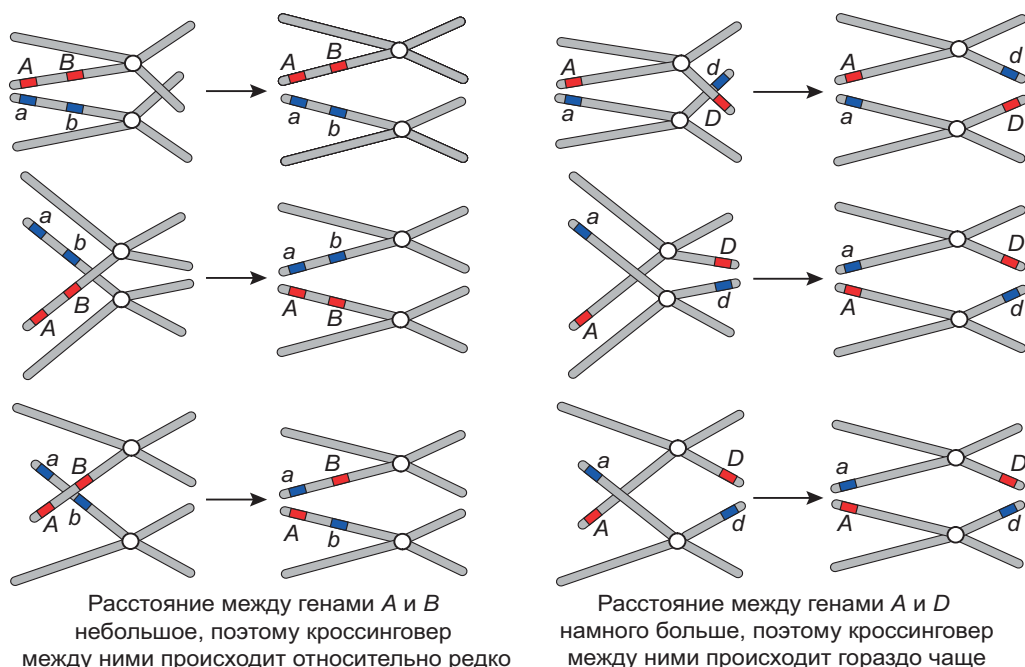


Рис. 80. Схемы различных вариантов кроссинговера между гомологичными хромосомами

Гены A и B (или a и b) находятся сравнительно близко друг к другу. Вероятность того, что обмен произойдет именно на участке, разделяющем эти гены, невелика. Гены A и D (или a и d) располагаются на значительном расстоянии друг от друга. Поэтому вероятность того, что хроматиды совершат обмен в какой-либо точке между этими генами, намного выше. Значит, чем больше расстояние между генами, тем чаще они разделяются при кроссинговере.

Таким образом, частота кроссинговера позволяет судить о расстоянии между генами. В честь Т. Моргана единица измерения расстояния между генами получила название *морганида* или, что то же самое, *сантиморган* (сМ).

Морганида (сантиморган, сМ) — это генетическое расстояние, на котором кроссинговер происходит с вероятностью 1 %.

Кроссинговер играет очень важную биологическую роль. В результате этого процесса у потомков возникают новые комбинации родительских генов, что повышает генетическое разнообразие организмов и расширяет возможности их адаптации к различным условиям окружающей среды.

Генетические карты. Как показали эксперименты Т. Моргана, результаты анализирующего скрещивания дают возможность определять частоту кроссинговера между сцепленными генами и судить о расстоянии между ними. Использование данных, полученных от множества анализирующих скрещиваний с различными комбинациями сцепленных генов, позволяет ученым составлять так называемые генетические карты (рис. 81). *Генетическая карта хромосомы* — это схема взаимного расположения генов, находящихся в одной группе сцепления, построенная с учетом

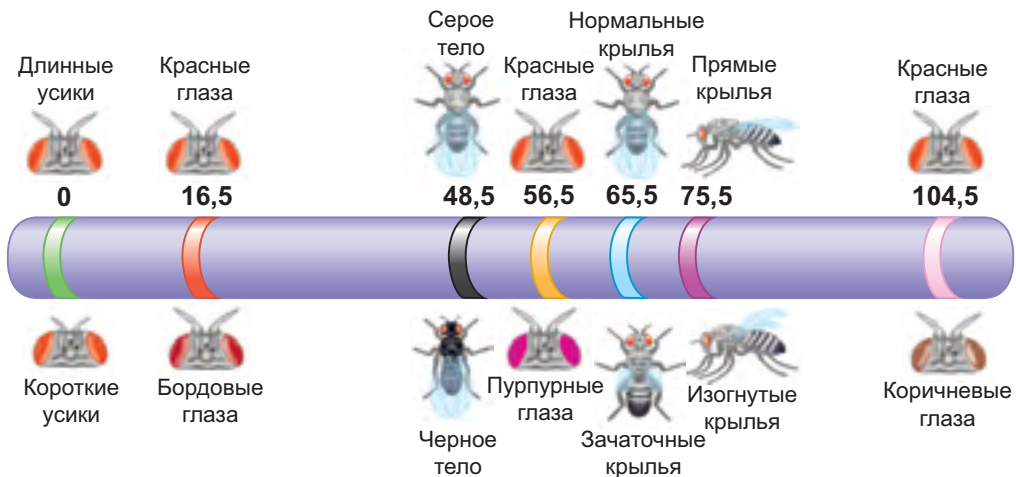


Рис. 81. Упрощенная схема генетической карты второй хромосомы дрозофилы

расстояний между ними. Такие карты уже составлены для человека и многих других видов живых организмов, например для мыши, дрозофилы, гороха, пшеницы, кукурузы, томата, дрожжей и т. д.

Генетические карты находят широкое применение в научных исследованиях и практической деятельности человека. Знание генетических карт позволяет предсказывать характер наследования тех или иных признаков. Использование этих данных в селекции и генетической инженерии способствует планированию работы по получению организмов с определенными сочетаниями признаков. Сравнение генетических карт разных видов организмов дает возможность устанавливать степень их родства, судить о возможных путях эволюционных преобразований наследственного материала.



Исследования Т. Моргана и его сотрудников легли в основу хромосомной теории наследственности, основными положениями которой являются следующие.

1. Гены в хромосомах расположены линейно, в определенной последовательности. Аллельные гены находятся в одинаковых локусах гомологичных хромосом.
2. Гены, расположенные в одной хромосоме, образуют группу сцепления и наследуются вместе. Количество групп сцепления равно числу пар хромосом.
3. Сцепление генов может нарушаться в результате кроссинговера, происходящего при конъюгации гомологичных хромосом в профазе I мейоза.
4. Частота кроссинговера пропорциональна расстоянию между генами: чем больше расстояние, тем выше частота кроссинговера и наоборот.
5. За единицу расстояния между сцепленными генами принята 1 морганида (1 сантиморган, сМ). Это расстояние, на котором кроссинговер происходит с вероятностью 1 %.

Схемы взаимного расположения генов, находящихся в одной группе сцепления, построенные с учетом расстояний между ними, называют генетическими картами хромосом. Такие карты используются в научных исследованиях и различных сферах практической деятельности человека.



1. Всегда ли соблюдается III закон Г. Менделя? В каких случаях гены наследуются независимо, а в каких — сцепленно?
2. Почему частота кроссинговера между сцепленными генами зависит от расстояния между ними?
3. Что представляют собой генетические карты хромосом? Для чего они используются?

4. Сформулируйте основные положения хромосомной теории наследственности.

5. Какие типы гамет и в каком процентном соотношении будут формировать дигетерозиготные особи $\frac{AB}{ab}$ и $\frac{Ab}{aB}$, если известно, что расстояние между генами A и B составляет 20 морганид?

6*. Серый цвет тела у дрозофилы доминирует над желтым, красные глаза — над гранатовыми. Гены, отвечающие за эти признаки, локализованы в первой паре хромосом и находятся на расстоянии 44 морганиды. Скрестили чистые линии серотелых мух с гранатовыми глазами и желтотелых с красными глазами. Из полученных гибридов выбрали самку и подвергли ее анализирующему скрещиванию. Каким будет процентное соотношение фенотипических классов в потомстве?

§ 35. Генетика пола

Понятие пола и половых признаков. С незапамятных времен люди задавались вопросом: почему у одних и тех же родителей появляются потомки разного пола и в связи с чем у большинства раздельнополых организмов наблюдается примерно одинаковое соотношение мужских и женских особей? Выдвигалось множество гипотез, но только в XX в. благодаря исследованиям в области цитологии и генетики удалось установить механизм определения и наследования пола.

Пол — это совокупность морфологических, физиологических, биохимических и других признаков организма, обеспечивающих воспроизведение себе подобных. Различают первичные и вторичные половые признаки. Наличие у особей специализированных органов, принимающих непосредственное участие в размножении (половых желез определенного типа и других репродуктивных органов), относят к *первичным* половым признакам. *Вторичные* половые признаки — это фенотипические различия мужских и женских особей, напрямую не связанные с процессом размножения. Например, у человека и ряда других млекопитающих особи разного пола отличаются по размерам и пропорциям тела, особенностям волосяного покрова, тембру голоса и т. д. Как вы знаете, признаки (в том числе и половые) контролируются генами. Следовательно, пол организма должен определяться генетически.

Хромосомное определение пола. Исследование кариотипов многих видов животных и человека показало, что у мужских и женских особей имеются различия в одной паре хромосом. В дальнейшем было установлено, что эти хромосомы и определяют пол организма, поэтому они получили название **половых хромосом**. Все остальные пары хромосом, одинаковые у особей мужского и женского пола, были названы **аутосомами**.

В соматических клетках человека содержится 23 пары хромосом: 22 пары аутосом и 1 пара половых хромосом (рис. 82). В клетках мужского организма половые хромосомы резко отличаются по размеру и строению (рис. 83). Одна из них крупная, неравноплечая, содержит большое количество генов — это **X-хромосома** (*икс*). Другая хромосома мелкая, палочковидная, содержит сравнительно мало генов. Она была названа **Y-хромосомой** (*игрек*). В клетках женского организма человека половые хромосомы одинаковые — две X-хромосомы.



Рис. 82. Хромосомный набор человека

Обозначив аутосомы буквой *A*, можно записать хромосомный набор женщины в виде: $44A + XX$, мужчины — $44A + XY$. При образовании гамет в каждую из них попадает половина аутосом и одна из половых хромосом. Значит, в женском организме образуется *один* тип яйцеклеток: все они имеют набор хромосом $22A + X$. У мужчин формируются *два* типа сперматозоидов в равном соотношении: $22A + X$ и $22A + Y$.

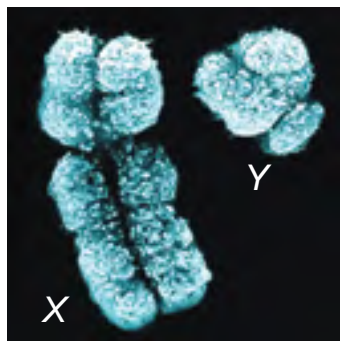


Рис. 83. Половые хромосомы человека

Если яйцеклетку оплодотворяет сперматозоид, содержащий X-хромосому, из зиготы развивается женский организм. Если в оплодотворении участвует сперматозоид с Y-хромосомой, из зиготы развивается ребенок мужского пола. Следовательно, у человека пол ребенка зависит от типа сперматозоида отца. Поскольку оба типа мужских гамет образуются с одинаковой вероятностью, в потомстве наблюдается **расщепление по полу 1 : 1**.

Так же как у человека, происходит определение пола у большинства других млекопитающих, некоторых насекомых (например, у дрозофилы), многих двудомных растений. Например, в соматических клетках дрозофилы имеется 4 пары хромосом: 3 пары аутосом и 1 пара половых хромосом (рис. 84). Хромосомный набор самок дрозофилы: $6A + XX$, самцов — $6A + XY$.

Пол, имеющий одинаковые половые хромосомы и, соответственно, образующий *один* тип гамет, принято называть **гомогаметным**. Пол, формирующий *два* типа гамет, называется **гетерогаметным**. При XY-типе определения пола женский пол является гомогаметным, а мужской — гетерогаметным (рис. 85).

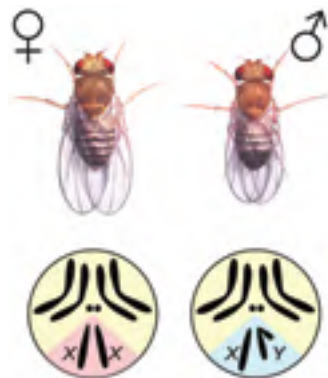


Рис. 84. Хромосомный набор дрозофилы

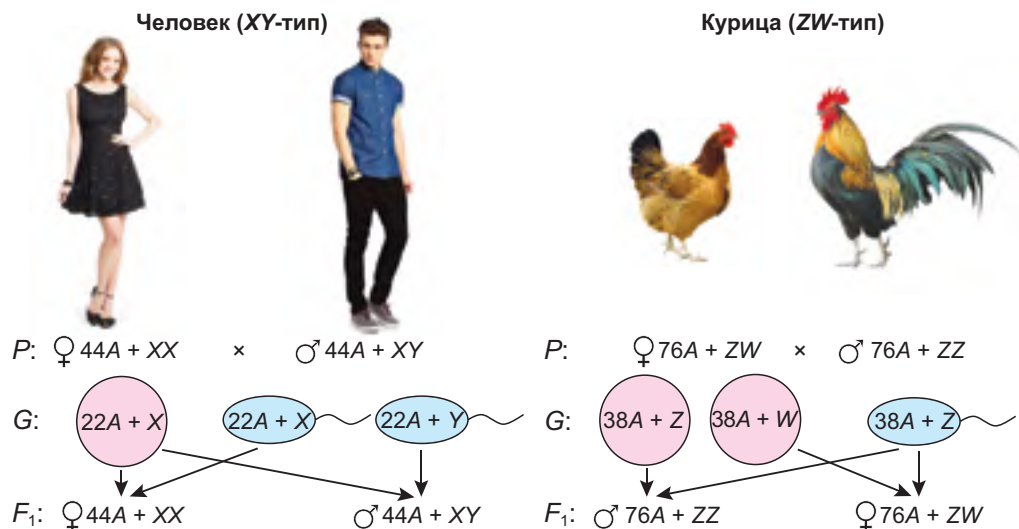


Рис. 85. Основные типы хромосомного определения пола

У птиц, некоторых пресмыкающихся, земноводных, рыб и бабочек наблюдается противоположный механизм определения пола: мужские особи являются гомогаметными, а женские — гетерогаметными. При этом половые хромосомы обозначают буквами *Z* и *W*, чтобы выделить данный тип определения пола. У самцов половые хромосомы записывают как *ZZ*, а у самок — *ZW*.



Особенности наследования признаков, сцепленных с полом. Половые хромосомы содержат не только гены, определяющие пол организма, но и другие, не имеющие отношения к полу. Например, в X-хромосоме человека расположены гены, контролирующие свертывание крови, цветоощущение (способность различать основные цвета), развитие зрительного нерва и др. Y-хромосома этих генов *не содержит*.

Y-хромосома человека имеет небольшие размеры и, соответственно, содержит меньше генов, чем X-хромосома. Однако, помимо генов, определяющих развитие мужских половых признаков, в ней имеются и другие. Именно в Y-хромосоме находятся гены, определяющие наличие жестких волос на ушных раковинах, крупных зубов и некоторых других признаков. Поскольку X-хромосома не содержит таких генов, данные признаки могут проявляться лишь у мужчин.

Признаки, которые определяются генами, расположенными в половых хромосомах, называются **признаками, сцепленными с полом**. Наследование этих признаков имеет свои особенности. Рассмотрим их на примере наследственного заболевания человека — *гемофилии*.

У больных гемофилией нарушен процесс свертывания крови, поэтому в результате травм или хирургического вмешательства могут возникать кровотечения, представляющие угрозу для жизни. Кроме того, у гемофиликов нередко происходят спонтанные кровоизлияния в суставы и внутренние органы.

Эта болезнь обусловлена рецессивным геном h , сцепленным с X-хромосомой. Доминантный ген H определяет у человека нормальное свертывание крови. У женщин две X-хромосомы, поэтому по признаку свертываемости крови, как и по другим признакам, сцепленным с X-хромосомой, возможны три варианта генотипа:

$\text{♀} \frac{H}{H}$ (при генной форме записи — $\text{♀} X^H X^H$) — здоровая женщина;

$\text{♀} \frac{H}{h}$ (или $\text{♀} X^H X^h$) — здоровая женщина, носительница гена гемофилии;

$\text{♀} \frac{h}{h}$ (или $\text{♀} X^h X^h$) — женщина-гемофилик.

Девочки, больные гемофилией, рождаются чрезвычайно редко: одна на 100 млн новорожденных (среди мальчиков этот показатель намного выше, в среднем 1 : 10 000). Раньше многие девочки-гемофилики умирали в подростковом возрасте в связи с началом менструаций. Хотя гемофилия и на сегодняшний день считается неизлечимой болезнью, ее течение контролируется с помощью инъекций недостающего фактора свертывания крови. Таким образом современная медицина существенно продлевает продолжительность жизни больных гемофилией.

При хромосомной форме записи скрещиваний Y -хромосому обозначают чертой с крючком: $\rightarrow$. В отношении генов H или h она является «пустой». Поэтому у мужчины имеется только один ген, определяющий свертываемость крови. Этот ген находится в X -хромосоме и всегда проявляется в фенотипе независимо от того, является ли он доминантным или рецессивным. Таким образом, у мужчин могут быть следующие генотипы:

- $\sigma \underline{H}$ (или σX^HY) — здоровый мужчина;
 $\sigma \underline{h}$ (или σX^hY) — мужчина-гемофилик.

Как видно из записей генотипов, мужчины не могут быть носителями гена гемофилии и других наследственных заболеваний, сцепленных с X -хромосомой.

Определим, какое потомство может появиться у женщины-носительницы гена гемофилии и мужчины с нормальной свертываемостью крови:

Генная форма записи			
P:	$\text{♀ } X^H X^h$	×	$\text{♂ } X^H Y$
	носительница гена гемофилии		здоровый мужчина
G:	$(X^H), (X^h)$		$(X^H), (Y)$
F ₁ :	$\text{♀ } X^H X^H$	$\text{♀ } X^H X^h$	$\text{♂ } X^H Y$ $\text{♂ } X^h Y$
	здоровая дочь	носительница дочь гена гемофилии	здоровый сын гемофилик

Хромосомная форма записи			
P:	$\text{♀ } \frac{H}{h}$	×	$\text{♂ } \frac{H}{\rightarrow}$
	носительница гена гемофилии		здоровый мужчина
G:	$(\frac{H}{h})$		$(\frac{H}{\rightarrow})$
F ₁ :	$\text{♀ } \frac{H}{H}$	$\text{♀ } \frac{H}{h}$	$\text{♂ } \frac{H}{\rightarrow}$ $\text{♂ } \frac{h}{\rightarrow}$
	здоровая дочь	носительница дочь гена гемофилии	здоровый сын гемофилик

Итак, среди сыновей наблюдается расщепление по генотипу и фенотипу: половина — здоровые, половина — гемофилики. Среди дочерей наблюдается расщепление по генотипу: все они здоровы, но половина является носительницами гена гемофилии. Подобная закономерность характерна и для других рецессивных признаков, сцепленных с X -хромосомой. К ним относятся, например, такие наследственные заболевания, как *дальтонизм*, *атрофия зрительного нерва*, *отсутствие потовых желез*.

Для того чтобы родилась девочка с рецессивным признаком, сцепленным с X -хромосомой, необходимо объединение в зиготе *двух* рецессивных генов — от матери и от отца. Для проявления такого же признака у мальчика достаточно *одного* рецессивного гена, полученного от матери (т. к. отец передает сыну только Y -хромосому). Поэтому рецессивные



сцепленные с X-хромосомой признаки чаще встречаются среди мужчин. Например, в Европе дальтонизмом страдает более 6 % мужского населения, в то время как среди женщин это заболевание наблюдается с частотой приблизительно 0,5 %.

Генотип как целостная система. Изучая закономерности наследования признаков у организмов, вы познакомились с разными типами взаимодействия аллельных генов. В ряде случаев результатом такого взаимодействия может быть появление признака, промежуточного между доминантным и рецессивным, или же качественно нового признака, не определявшегося ни одним из генов в отдельности (вспомните, например, чем обусловлена IV группа крови у человека).

Однако у живых организмов известно множество признаков, которые контролируются не одной, а двумя и более парами генов. Взаимодействием неаллельных генов определяются, например, рост, тип телосложения и цвет кожи у человека, окраска шерсти и оперения у многих млекопитающих и птиц, форма, величина, окраска плодов и семян растений и т. д. Встречается и противоположное явление, когда одна пара аллельных генов влияет сразу на несколько признаков организма.

Таким образом, гены тесно связаны и взаимодействуют друг с другом. Поэтому генотип любого организма нельзя рассматривать как простую сумму отдельных генов. Генотип — это целостная система взаимодействующих генов.



У большинства раздельнополых организмов мужские и женские особи имеют различия в одной паре хромосом. Эти хромосомы называются половыми, т. к. их сочетание определяет пол организма. Остальные хромосомы принято называть аутосомами. Пол, имеющий две одинаковые половые хромосомы, называется гомогаметным, а имеющий разные половые хромосомы, — гетерогаметным. У большинства млекопитающих, в том числе у человека, и ряда других организмов гомогаметным полом является женский (набор половых хромосом — XX), а гетерогаметным — мужской (XY). У птиц и некоторых других животных, наоборот, гомогаметными являются самцы (ZZ), а гетерогаметными — самки (ZW). Поскольку гомогаметный пол в отношении половых хромосом формирует один тип гамет, а гетерогаметный — два, в потомстве наблюдается расщепление по полу 1 : 1. Признаки, которые определяются генами, расположенными в половых хромосомах, называются признаками, сцепленными с полом. Генотип организма представляет собой целостную систему взаимодействующих генов.



1. Какой набор половых хромосом характерен для соматических клеток мужчины? Женщины? Петуха? Курицы?

ZZ, ZW, WW, XX, XY, YY .

2. Почему у большинства раздельнополых животных появляется примерно одинаковое количество потомков мужского и женского пола?

3. Яйцеклетка кошки содержит 18 аутосом. Сколькими хромосомами представлен кариотип кошки?

4. Как называются признаки, которые контролируются генами, расположенными в половых хромосомах? Каковы особенности наследования этих признаков?

5. Докажите, что генотип живого организма представляет собой целостную систему.

- 6*. Дальтонизм — рецессивный признак, сцепленный с X-хромосомой. В семье, где мать обладает нормальным цветоощущением, родилась дочь-дальтоник. Установите генотипы родителей. Какова вероятность рождения у них здорового сына?

- 7*. У полярной совы оперенные ноги доминируют над голыми. Этот признак контролируется аутосомными генами. Длинные когти — доминантный признак, который определяется геном, локализованным в Z-хромосоме. Самку с оперенными ногами скрестили с самцом, имеющим длинные когти и оперенные ноги. В результате получили потомство с различным сочетанием всех фенотипических признаков. Какова вероятность (%) появления среди потомства самца с голыми ногами и короткими когтями?

§ 36. Модификационная изменчивость

Роль генотипа и условий среды в формировании признаков. Вам известно, что признаки определяются генами, т. е. фенотип организма зависит от генотипа. Однако особи, имеющие одинаковый генотип (например, дочерние растения, развившиеся из материнского путем вегетативного размножения), но выросшие в разных условиях, могут существенно отличаться друг от друга.

Если высадить клубни, полученные от одного растения картофеля, то среди выросших дочерних особей мы не сможем найти двух совершенно одинаковых. Несмотря на идентичный генотип, они будут различаться по высоте стеблей, кустистости, степени развития корневой системы, количеству и размерам листьев, клубней и ряду других признаков (рис. 86, с. 188). Очевидно, что различия между этими растениями обусловлены не разным набором генов, а действием факторов окружающей среды. Разные клубни не могли развиваться в абсолютно одинаковых условиях. Особенности механического и химического состава почвы, ее влажность, глубина заделки, наличие вредителей, конкуренция с другими растениями — эти и многие другие факторы влияли на развитие фенотипа особей.

Еще одним примером воздействия условий среды на формирование признаков организмов может служить индивидуальное развитие монозиготных (однойяйцевых) близнецов. Они идентичны по генотипу, поскольку развились из одной зиготы, давшей на этапе дробления начало двум



Рис. 86. Фенотипические различия между растениями картофеля, выросшими из клубней одного материнского растения

или более зародышам. В раннем возрасте такие близнецы похожи друг на друга как две капли воды, порой даже родителям сложно различить их (рис. 87). Однако с возрастом между монозиготными близнецами возникают отличия. Они могут, например, иметь различный рост, массу тела и густоту волос, разную степень развития скелетной мускулатуры и т. д. Появление этих отличий связано прежде всего с влиянием условий жизни: особенностей питания, занятий спортом, характера трудовой деятельности и др.



Рис. 87. Монозиготные близнецы в возрасте 6 и 30 лет

Таким образом, на формирование признаков организма влияют не только гены, но и различные внешние факторы. Иными словами, фенотип каждой особи — это результат проявления ее генотипа в определенных условиях окружающей среды.

Формы изменчивости. Модификационная изменчивость и ее значение. Вспомним, что способность живых организмов приобретать новые признаки и свойства (а значит, изменять свой фенотип) называется **изменчивостью**. Принято различать *ненаследственную (модификационную)* и *наследственную (генотипическую)* изменчивость.

Модификационная изменчивость — это изменение фенотипа под действием условий окружающей среды, происходящее без изменения генотипа. Возникающие в этом случае изменения признаков называют *модификациями*. Они обусловлены прежде всего тем, что факторы среды способны влиять на характер проявления генов, т. е. на синтез соответствующих белков и (или) на работу данных белков. Следовательно, условия окружающей среды могут в определенной мере изменять интенсивность и ход протекания процессов обмена веществ в организме.

Рассмотрим следующий пример. Взрослые сиамские кошки имеют светло-бежевый окрас за исключением передней части головы, ушей, хвоста и ног, где вырастает шерсть темно-коричневого цвета. В то же время котята этой породы появляются на свет очень светлыми, почти белыми (рис. 88). Потемнение шерсти, обусловленное синтезом меланина в соответствующих участках кожи, происходит у них позднее. За образование меланина отвечает фермент, активность которого у сиамских кошек зависит от температуры следующим образом. В участках кожи, имеющих стандартную для тела кошки температуру (38—39 °C), активность фермента очень низка. Поэтому здесь вырабатывается минимальное количество меланина, и шерсть остается светлой. Выступающие части тела (голова, хвост, кончики ног) подвергаются большому охлаждению. Действие низкой температуры повышает активность фермента, синтезирующего меланин, из-за чего шерсть в этих местах темнеет. Если сиамской кошке сбрить светлую шерсть на боку тела, то новая, отрастающая на этом участке, будет более темной.



Рис. 88. Окраска шерсти у взрослой сиамской кошки и новорожденных котят

Только через несколько месяцев в результате линьки цвет шерсти вернется к исходному. Становится понятно, почему сиамские котята рождаются светлыми, равномерно окрашенными. Их развитие в организме матери происходило при высокой и постоянной температуре.

Важной особенностью модификационной изменчивости является то, что под действием условий среды признаки организмов могут изменяться лишь *в определенных пределах*. Так, у одомашненного перепела масса яиц обычно составляет 10—12 г. Усиленное кормление птиц приводит к повышению этого показателя. Однако при любом рационе масса перепелиного яйца не бывает меньше 6 г или больше 18 г. Сиамские кошки, обитающие даже в очень жарком климате, никогда не становятся полностью белыми. В то же время у особей, живущих в холодных условиях, шерсть на выступающих частях тела не будет абсолютно черной.

Диапазон модификационной изменчивости признака называют его **нормой реакции**. Одни признаки, например форма и размер цветков растений, диаметр эритроцитов или жирность молока животных, обладают сравнительно узкой нормой реакции. Таким признакам, как, например, длина и количество листьев, высота стеблей растений, масса тела животных, свойственна широкая норма реакции. Однако значение признака при модификационной изменчивости не может выходить за пределы нормы реакции, какой бы размах она не имела. Это связано с тем, что *норма реакции определяется генотипом* организма.

Одним из важных свойств модификационной изменчивости является ее *определенность*: действие того или иного фактора среды вызывает конкретные, в большинстве случаев предсказуемые изменения признаков организма. При этом степень выраженности модификаций пропорциональна силе и продолжительности действия вызвавшего их фактора. Например, степень развития скелетной мускулатуры человека напрямую зависит от интенсивности и частоты тренировок, а количество меланина в коже — от времени, проведенного под прямыми солнечными лучами.

Модификации носят *массовый характер*. Это означает, что под действием изменившихся условий среды у всех особей, сходных генотипически, признаки меняются в одном направлении. Так, осенью с понижением температуры у всех растений одуванчика начинают формироваться листья с глубокими вырезами, а у зайцев-беляков ускоряется процесс линьки, приводящий к смене летней шерсти серого окраса на белую зимнюю.

Изменения фенотипа, возникающие при модификационной изменчивости, часто являются *обратимыми*. Например, в условиях избытка корма у животных увеличивается масса тела, а при недостатке — уменьшается.

Длительное пребывание эвглены зеленой (одноклеточной водоросли) в малоосвещенных местах приводит к ее обесцвечиванию. Хлорофилл в хлоропластах эвглены постепенно разрушается, и она переходит на гетеротрофное питание. При возвращении в условия нормального освещения зеленая окраска эвглены восстанавливается, в клетке возобновляется процесс фотосинтеза.

Как правило, модификации имеют *приспособительный характер*, т. е. способствуют адаптации организма к изменившимся условиям среды. Так, переселение овец из теплых регионов в более холодные приводит к повышению густоты их шерсти. У человека, жившего на равнине, переезд в высокогорную местность, где воздух более разрежен, вызывает увеличение количества эритроцитов в крови.

Поскольку при модификационной изменчивости меняется лишь фенотип организма, но не генотип, модификации *не передаются по наследству*. Наследуется только норма реакции признаков, т. к. она контролируется генотипом.

Значение модификационной изменчивости заключается в том, что она позволяет живым организмам в ходе онтогенеза приспосабливаться к различным внешним факторам, не изменяя при этом генотип. Способствуя адаптации особей, модификационная изменчивость обуславливает их выживание в меняющихся условиях окружающей среды.

Статистические закономерности модификационной изменчивости. Различают качественные и количественные признаки. К *качественным* признакам относятся, например, окраска цветков и форма плодов растений, масть животных, цвет глаз человека и т. д. Такие признаки, как размер листьев и высота стеблей растений, яйценоскость кур, молочность коров, масса тела человека, являются *количественными*. Для выявления закономерностей изменчивости количественных признаков используют различные статистические методы, в частности — построение вариационного ряда и вариационной кривой. Рассмотрим их на примере анализа плодовитости свиней крупной белой породы.

Подсчитаем количество поросят в приплоде у 100 произвольно выбранных свиноматок и расположим полученные значения плодовитости в порядке их возрастания. Получится так называемый **вариационный ряд** изменчивости признака:

Количество поросят в приплоде, v	8	9	10	11	12	13	14
Число свиноматок, p	5	12	23	28	20	9	3



Рис. 89. Вариационная кривая, отражающая плодовитость свиней крупной белой породы

Как видно из вариационного ряда, у свиней данной породы значение плодовитости варьирует от 8 поросят в приплоде до 14. Это — *норма реакции* исследуемого признака. Можно заметить, что особи со средним показателем плодовитости (10—12 поросят) встречаются чаще, чем с низкими или высокими значениями признака. Частоту проявления конкретных значений признака можно изобразить и графически — в виде **вариационной кривой** (рис. 89).

Знание закономерностей модификационной изменчивости имеет большое значение. Оно позволяет прогнозировать и заранее планировать многие показатели. Особенно важно это в таких отраслях

деятельности человека, как растениеводство и животноводство. Создание оптимальных условий для реализации генотипа дает возможность добиваться высокой продуктивности сортов и пород, максимально использовать их потенциал.



Фенотип организма зависит не только от генотипа, но и от условий окружающей среды. Различают наследственную и ненаследственную изменчивость. К ненаследственной относится модификационная изменчивость. Она представляет собой изменение фенотипа организма под действием факторов среды, происходящее без изменения генотипа в пределах нормы реакции. Модификации характеризуются определенностью (предсказуемостью), имеют массовый характер, в большинстве случаев являются обратимыми и способствуют адаптации особей к изменяющимся условиям среды. Для выявления закономерностей модификационной изменчивости используют статистические методы, например построение вариационного ряда и вариационной кривой.



1. Какие формы изменчивости выделяют? Что представляет собой модификационная изменчивость?
2. Докажите на примерах, что формирование признаков организмов зависит не только от их генотипа, но и от условий окружающей среды.
3. Что такое норма реакции? От чего зависит норма реакции того или иного признака у конкретной особи? Приведите примеры признаков, имеющих широкую и узкую норму реакции.

4. Охарактеризуйте основные свойства модификаций, приведите примеры.

5. Какие статистические методы применяются для анализа изменчивости количественных признаков? Какое практическое значение имеет знание закономерностей модификационной изменчивости признаков живых организмов?

6*. Если примулу, которая в обычных условиях имеет красные цветки, перенести в оранжерею с температурой 30—35 °С и повышенной влажностью, новые цветки на этом растении будут уже белыми. Если это растение вернуть в условия относительно низкой температуры (15—20 °С), оно вновь начинает цвести красными цветками. Чем это можно объяснить?

7*. Как вы думаете, почему на птицефабриках световой день у кур-несушек искусственно продлевают до 20 ч, а у петушков-бройлеров — сокращают до 6 ч в сутки?



ИЗУЧЕНИЕ МОДИФИКАЦИОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
КОМНАТНЫХ РАСТЕНИЙ



§ 37. Генотипическая изменчивость

Выделяют два вида генотипической (наследственной) изменчивости: комбинативную и мутационную.

Комбинативная изменчивость. Из курса биологии 10-го класса вам известно, что для полового размножения характерно появление у родительских особей разнообразного потомства. Организмы нового поколения отличаются как от родительских форм, так и друг от друга. Главная причина этих различий заключается в том, что при половом размножении каждый потомок наследует уникальное сочетание генов своих родителей. Изменчивость, обусловленную возникновением у потомства новых сочетаний (комбинаций) родительских генов, называют **комбинативной**. Структура самих генов при этом не изменяется.

Источниками комбинативной изменчивости являются следующие процессы.

- Кроссинговер, происходящий в профазе I мейоза.
- Независимое расхождение гомологичных хромосом в анафазе I мейоза и сестринских хроматид (дочерних хромосом) в анафазе II.
- Случайное слияние гамет при оплодотворении.

Первые два процесса обеспечивают формирование гамет с разными комбинациями генов. Случайное слияние половых клеток приводит к образованию зигот с различными сочетаниями генов обоих родителей. В результате у потомков появляются новые комбинации родительских признаков, а также новые признаки, которых не было у родителей.

Примерами комбинативной изменчивости могут служить рождение детей с кровью I или IV группы у гетерозиготных родителей, имеющих кровь

II и III групп, или голубоглазого ребенка у кареглазых гетерозиготных отца и матери. При этом у потомков возникают новые признаки, отличные от родительских. Еще одним примером может быть появление мух с серым телом и зачаточными крыльями, с черным телом и нормальными крыльями при скрещивании дигетерозиготной дрозофилы (серое тело, нормальные крылья) с черным самцом, имеющим зачаточные крылья (см. рис. 79 на с. 177). В данном случае у потомства вследствие кроссинговера появляются новые сочетания признаков родителей.

Таким образом, комбинативная изменчивость является важным поставщиком разнообразия живых организмов.

Мутационная изменчивость. Причиной этого типа изменчивости являются **мутации** — наследуемые изменения генетического материала организмов: структуры отдельных генов, строения или количества хромосом. Процесс возникновения мутаций называется *мутагенезом*, а организмы, изменившие фенотип вследствие мутации, — *мутантами*.

Термин «мутация» впервые был предложен нидерландским ученым Х. де Фризом. Он охарактеризовал важнейшие свойства мутаций в труде, который вышел в 1903 г. под названием «Мутационная теория». Справедливость основных положений теории де Фриза была впоследствии подтверждена многочисленными исследованиями генетиков.

Согласно современным представлениям мутации (в отличие от модификаций) не развиваются постепенно, а *возникают внезапно*. Они *не образуют непрерывных рядов изменчивости и не имеют нормы реакции*. Мутации не носят массовый характер, а проявляются *индивидуально*. Важнейшим свойством мутаций является их *неопределенность*. Это значит, что при мутагенезе может измениться любой элемент наследственного материала клетки (ген, хромосома, хромосомный набор), причем нельзя достоверно предсказать, какие именно генетические структуры будут затронуты, каким образом произойдут изменения и к каким последствиям это приведет. Поскольку мутации сопровождаются изменением генотипа организмов, они способны *передаваться по наследству*.

Факторы, вызывающие появление мутаций, называют **мутагенными факторами** или **мутагенами**. В зависимости от природы различают физические, химические и биологические мутагены. *Физическими* мутагенами являются различные виды излучений (гамма-, рентгеновское, ультрафиолетовое и др.), очень высокая или низкая температура и т. п. К *химическим* мутагенам относятся разнообразные вещества, например колхицин, формальдегид, нитриты, компоненты табачного дыма, некоторые пищевые добавки, пестициды и лекарственные препараты. Примерами *биологических* мутагенов могут быть вирусы.

Существуют различные подходы к классификации мутаций. Рассмотрим некоторые из них.

- По типу мутировавших клеток выделяют генеративные и соматические мутации. **Генеративными** называют мутации, возникающие в половых клетках. Эти мутации передаются потомству при половом размножении. **Соматические** мутации происходят в соматических клетках. Такие мутации могут передаваться по наследству путем вегетативного размножения и проявляться у самой особи-мутанта. При делении мутировавшей клетки соматическая мутация передается дочерним. Поэтому чем раньше в ходе индивидуального развития возникает такая мутация, тем большую часть организма она затрагивает. Результатами проявления соматических мутаций могут быть, например, наличие прядей волос без меланина или разный цвет глаз у человека (рис. 90), появление побега с белыми ягодами на кусте черной смородины и т. п.



- По уровню изменения генетического материала мутации бывают генными, хромосомными и геномными.

Генные мутации — это изменения нуклеотидной последовательности ДНК в пределах одного гена вследствие *замены*, *выпадения* или *вставки* нуклеотидов. Генные мутации — самый распространенный тип мутаций и источник появления новых аллелей. Изменения порядка нуклеотидов в составе генов воспроизводятся в структуре соответствующих мРНК и в большинстве случаев ведут к изменению аминокислотной последовательности белков, кодируемых данными генами.

Так, у человека замена определенного нуклеотида в гене, кодирующем цепь гемоглобина, приводит к замене в этом белке одной аминокислоты (глутаминовой) на другую (валин). Изменение структуры гемоглобина ведет к тому, что эритроциты вместо дисковидной формы приобретают серповидную и теряют способность к транспорту кислорода (рис. 91). Это заболевание называется *серповидноклеточной анемией*.



Рис. 90. Глаза разного цвета у человека



Рис. 91. Эритроциты человека нормальной и серповидной формы

Ген, определяющий форму эритроцитов у больных серповидноклеточной анемией, является рецессивным. Он кодирует особый, аномальный тип гемоглобина — так называемый гемоглобин S. У гетерозиготных носителей гена серповидноклеточной анемии в эритроцитах присутствует как нормальный гемоглобин, так и гемоглобин S. Заболевание при этом не развивается. Интересно то, что гемоглобин S обуславливает устойчивость эритроцитов к заражению малярийным плазмодием. Поэтому в регионах Земли, где распространена малярия, гетерозиготные носители дефектного гена имеют определенное преимущество перед гомозиготными людьми. В отличие от рецессивных гомозиготных людей они не страдают серповидноклеточной анемией и одновременно являются невосприимчивыми к малярии, которой могут болеть люди, гомозиготные по доминантному гену.

Хромосомные мутации — это изменения строения хромосом. Изменения нормальной структуры одной хромосомы (или двух гомологичных) относят к внутривхромосомным мутациям. Перестройки, в которые были вовлечены нехомологичные хромосомы, называют межхромосомными мутациями.

Примерами *внутрихромосомных* мутаций могут быть: выпадение участка хромосомы — *делеция*, двукратный или многократный повтор фрагмента хромосомы — *дупликация*, поворот участка хромосомы на 180° — *инверсия*. К *межхромосомным* мутациям относится обмен участками между двумя нехомологичными хромосомами — *транслокация* (рис. 92).

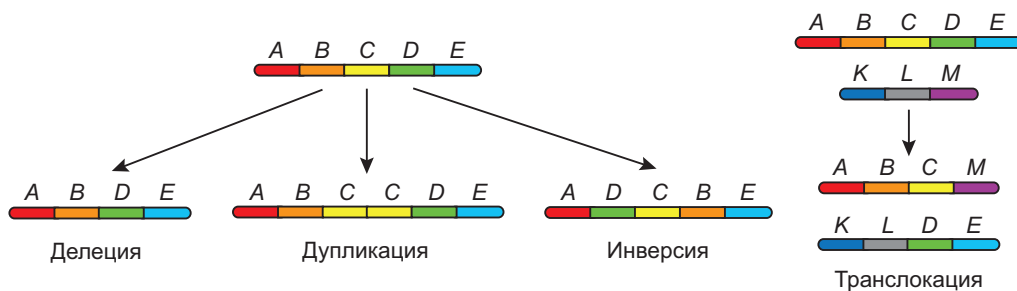


Рис. 92. Схемы хромосомных мутаций

Геномные мутации приводят к изменению количества хромосом в клетках. Среди мутаций такого типа можно выделить гетероплоидию и полиплоидию (рис. 93).

Гетероплоидия — это изменение числа хромосом, не кратное гаплоидному набору. В результате таких мутаций может наблюдаться, например, отсутствие в кариотипе одной из хромосом — *моносомия* ($2n - 1$) или пары гомологичных хромосом — *нуллисомия* ($2n - 2$), или наличие в наборе

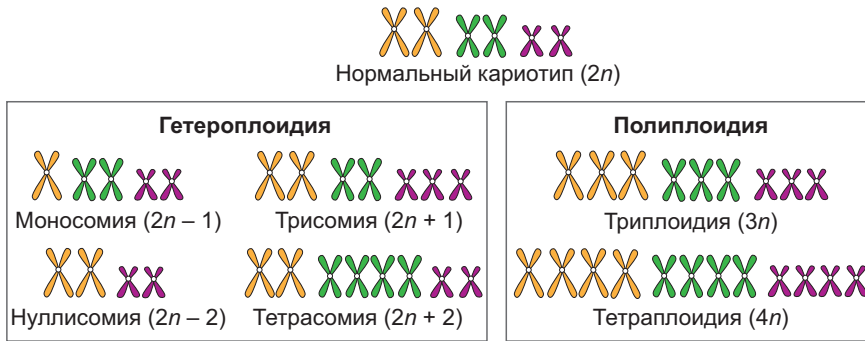


Рис. 93. Схемы геномных мутаций

лишних гомологичных хромосом — *полисомия*. Примерами последней могут служить *трисомия* ($2n + 1$), *тетрасомия* ($2n + 2$), *пентасомия* ($2n + 3$) и т. д.

Полиплоидия — это увеличение количества хромосом, кратное гаплоидному набору. В зависимости от того, сколько гаплоидных наборов хромосом содержится в клетках, различают *триплоидию* ($3n$), *тетраплоидию* ($4n$), *пентаплоидию* ($5n$), *гексаплоидию* ($6n$) и т. д. Полиплоидия распространена преимущественно среди растений. Полиплоидные растения обычно имеют более крупные вегетативные и генеративные органы, чем у диплоидных форм, отличаются повышенной устойчивостью к неблагоприятным факторам среды.

Значение генотипической изменчивости. Наследственная (генотипическая) изменчивость является главной причиной поразительного разнообразия живых организмов на Земле. Способствуя появлению новых наследственных признаков и их сочетаний, мутационная и комбинативная изменчивость обуславливают возникновение индивидуальных отличий между особями. Это лежит в основе выживания и размножения одних организмов, более адаптированных к условиям окружающей среды, и гибели других, менее приспособленных. Иными словами, наследственная изменчивость поставляет материал для естественного отбора, обеспечивая эволюцию живой природы.

В то же время мутационная и комбинативная изменчивость способствуют возникновению у организмов таких признаков и их комбинаций, которые используются человеком при выведении новых пород животных, сортов растений и штаммов микроорганизмов. Следовательно, генотипическая изменчивость играет исключительно важную роль в селекционной работе.





К генотипической (наследственной) изменчивости относятся комбинативная и мутационная. Комбинативная изменчивость обусловлена возникновением у потомства новых сочетаний родительских генов. Источниками комбинативной изменчивости являются кроссинговер и независимое расхождение хромосом в мейозе, случайное слияние гамет при оплодотворении. Причиной мутационной изменчивости являются наследуемые изменения генетического материала организмов — мутации. Они возникают внезапно, не образуют непрерывных рядов изменчивости, не имеют нормы реакции, являются неопределенными (непредсказуемыми) и проявляются индивидуально. По типу мутировавших клеток различают генеративные и соматические мутации, по уровню изменения генетического материала — генные, хромосомные и геномные. Наследственная изменчивость составляет материал для естественного отбора, обеспечивая эволюцию живой природы, и играет важнейшую роль в селекционной практике.



1. Что представляет собой комбинативная изменчивость? Приведите примеры. Назовите источники комбинативной изменчивости.
2. Дайте определение понятий «мутация», «мутагенез», «мутаген». На какие группы принято делить мутагены? Приведите примеры.
3. Чем соматические мутации отличаются от генеративных?
4. Охарактеризуйте основные типы генных, хромосомных и геномных мутаций.
5. В чем заключается сходство комбинативной и мутационной изменчивости? В чем состоит различие между этими видами изменчивости? Чем мутационная изменчивость отличается от модификационной?
6. У пшеницы-однозернянки гаметы содержат по 7 хромосом. Сколько хромосом содержит в соматических клетках мутантов пшеницы-однозернянки, если к возникновению мутантной формы привела нуллисомия? Моносомия? Триплоидия? Трисомия? Тетраплоидия? Тетрасомия?
- 7*. Черная окраска шерсти у кошек доминирует над рыжей, гетерозиготные кошки обладают черепаховой окраской — черные пятна чередуются с рыжими. Гены, контролирующие цвет шерсти, расположены в X-хромосоме. Теоретически коты, т. е. самцы, с черепаховой окраской не должно быть (почему?), однако иногда они рождаются. Как объяснить это явление? Как вы считаете, какие еще особенности, кроме необычной окраски, характерны для черепаховых котов?

§ 38. Изучение наследственности и изменчивости человека

Основные закономерности наследственности и изменчивости, установленные для живых организмов, носят универсальный характер, а значит, применимы и к человеку. Однако как объект генетических исследований человек имеет свою специфику. Так, для человека характерны медленная

смена поколений, небольшое количество потомков в семьях и сложный кариотип, включающий 23 группы сцепления. Кроме того, у людей нельзя экспериментально вызывать мутации, применять к ним гибридологический метод (т. е. осуществлять направленные скрещивания). Эти и другие особенности затрудняют изучение наследственности и изменчивости человека.

Тем не менее в связи с исключительной практической значимостью, благодаря использованию разнообразных методов исследований, генетика человека на сегодняшний день достигла существенных успехов. Важнейшими методами изучения наследственности и изменчивости человека являются следующие.

Близнецовый метод заключается в сравнительном изучении признаков у близнецов. Различают дизиготных (разнойцевых) и монозиготных (однойцевых) близнецов.

Если в организме женщины одновременно созрели две яйцеклетки, которые далее были оплодотворены разными сперматозоидами, из образовавшихся зигот развиваются *дизиготные* близнецы. Они обладают различными генотипами. Поэтому разнойцевые близнецы похожи друг на друга не более чем обычные братья или сестры, причем они могут быть как одного пола, так и разнополыми.

Монозиготные близнецы, как вы уже знаете, развиваются из одной зиготы, которая в ходе дробления дает начало двум или более эмбрионам. Следовательно, эти близнецы имеют одинаковый генотип. Поэтому они всегда одного пола, обладают поразительным внешним сходством, имеют одинаковые отпечатки пальцев, кровь одной и той же группы и т. д.

В человеческих популяциях близнецы рождаются с частотой около 1 %, из них примерно $\frac{1}{3}$ составляют однойцевые. Для изучения наследственности и изменчивости человека монозиготные близнецы представляют особый интерес. Сходство однойцевых близнецов обусловлено идентичностью генотипов. В то же время отличия, которые проявляются между ними в ходе онтогенеза, связаны прежде всего с разными условиями жизни (питание, профессиональная деятельность, образ жизни, климат и др.). Таким образом, изучение монозиготных близнецов позволяет определить роль генотипа и условий окружающей среды в развитии тех или иных признаков человека.

Генеалогический метод основан на построении и изучении родословных, отражающих проявление определенных признаков человека в ряду поколений (рис. 94). Благодаря этому методу можно установить, наследуется ли изучаемый признак, определить тип наследования и вероятность проявления признака в последующих поколениях. С помощью генеалогического метода определен характер наследования многих признаков человека, в частности ряда наследственных заболеваний, обусловленных генными мутациями. Выделяют четыре основных типа наследования: **аутосомно-доминантный**, **аутосомно-рецессивный**, **сцепленный с X-хромосомой доминантный** и **сцепленный с X-хромосомой рецессивный**.

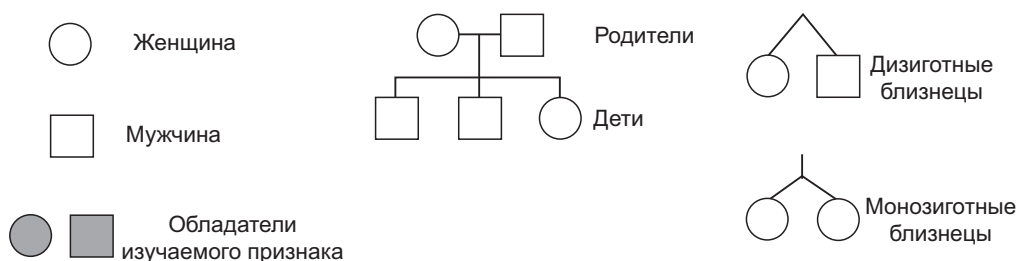


Рис. 94. Некоторые условные обозначения, используемые при составлении родословных человека

В случае полного доминирования наследственная болезнь, обусловленная *доминантным* геном, будет проявляться в каждом поколении. При этом в некоторых семьях, где оба родителя больны, возможно рождение здоровых детей (подумайте, при каких генотипах родителей и с какой вероятностью).

Если данное заболевание *сцеплено с X-хромосомой*, оно будет наблюдаться преимущественно у женщин. Это связано с тем, что у девочки данная болезнь проявляется в результате получения доминантного дефектного гена от любого из ее родителей. Мальчик же может унаследовать доминантное заболевание, сцепленное с X-хромосомой, только от больной матери. При сцепленном с X-хромосомой доминантном типе наследования у больных мужчин ($X^A Y$) все дочери оказываются больными ($X^A X$). Причина в том, что, независимо от генотипа матери, у них в любом случае проявляется доминантный ген, полученный с X-хромосомой отца. И наоборот, у здоровых женщин ($X^a X^a$) все сыновья будут здоровыми ($X^a Y$), поскольку они наследуют свою единственную X-хромосому от матери. Если вышеуказанные закономерности не соблюдаются, то доминантная болезнь является *аутосомной* (рис. 95).

Наследственные заболевания, определяемые *рецессивными* генами, могут проявляться не в каждом поколении. Кроме того, в некоторых семьях, где оба родителя здоровы, возможно рождение больных детей.

Рецессивными болезнями, *сцепленными с X-хромосомой*, чаще страдают мужчины (вспомните почему). При таком типе наследования у больных женщин (X^aX^a) все сыновья являются больными (X^aY), а у здоровых мужчин (X^AY) все дочери оказываются фенотипически здоровыми (X^AX^a). В случае несоблюдения этих закономерностей можно сделать вывод о том, что рецессивное заболевание контролируется *аутосомными* генами (рис. 96).

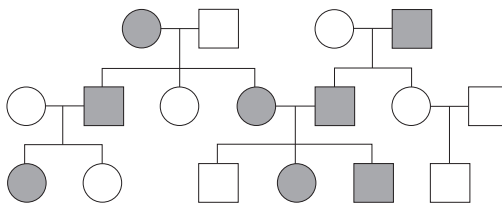


Рис. 95. Пример родословной с аутосомно-доминантным типом наследования признака

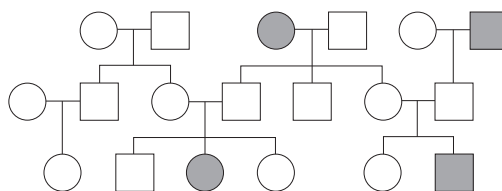


Рис. 96. Пример родословной с аутосомно-рецессивным типом наследования признака

Кроме четырех основных типов наследования, охарактеризованных выше, существует также *сцепленное с Y-хромосомой* наследование. Признаки, сцепленные с Y-хромосомой, наблюдаются только у мужчин и передаются от отцов всем их сыновьям. Примером наследственного заболевания, обусловленного геном, расположенным в Y-хромосоме, может служить сращение второго и третьего пальцев ног.

Цитогенетический метод связан с микроскопическим изучением структуры и количества хромосом. В 1956 г. было установлено, что в соматических клетках человека содержится 46 хромосом: 22 пары аутосом и одна пара половых хромосом. С этого времени началось детальное исследование кариотипа человека. Каждой паре аутосом был присвоен порядковый номер от 1 (самые крупные хромосомы) до 22 (самые мелкие). Половые хромосомы получили буквенные обозначения: X и Y.

В конце 1960-х гг. были разработаны методы дифференциального окрашивания хромосом. При таком окрашивании в хромосомах проявляются светлые и темные участки. Их количество, протяженность и последовательность расположения специфичны для каждой пары хромосом (рис. 97, с. 202). Изучение строения дифференциально окрашенных хромосом (размеры, соотношение плеч, чередование темных и светлых фрагментов) позволяет точно идентифицировать каждую хромосому, определить ее место в кариотипе. Цитогенетический метод широко применяется для выявления

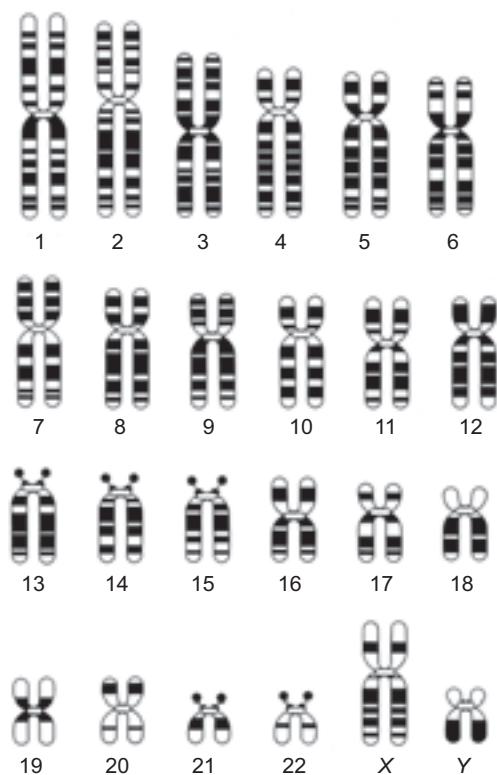


Рис. 97. Хромосомы человека после дифференциального окрашивания

хромосомных и геномных мутаций, которые являются причиной целого ряда наследственных болезней человека.

Суть **дерматоглифического метода** состоит в изучении кожных узоров на пальцах, ладонях и подошвах стоп человека. Кожа на этих участках тела имеет сложный рельеф, определяемый генотипом. Поэтому дерматоглифические узоры индивидуальны для каждого человека (совпадают только у монозиготных близнецов) и остаются неизменными в течение всей жизни.

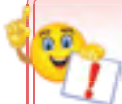
В XX в. дерматоглифический метод широко использовался для диагностики некоторых наследственных заболеваний и определения зиготности близнецов. Он также применялся при установлении отцовства, в судебной медицине и криминалистике для идентификации личности. В настоящее время использование этого метода стало

более ограниченным в связи с появлением новых, более совершенных методов, например биохимических.

Многие наследственные заболевания человека обусловлены генными мутациями, в результате которых изменяется структура соответствующих белков. В большинстве случаев такие белки оказываются неспособными в полной мере выполнять свои функции либо полностью утрачивают биологическую активность. Это приводит к различным нарушениям обмена веществ и отражается не только на химическом составе отдельных клеток и тканей, но и на биохимических показателях крови, спинномозговой жидкости, мочи, пота и т. д.

Следовательно, генные мутации можно выявлять с помощью **биохимических методов**. Они основаны на качественном и количественном анализе определенных веществ, прежде всего ферментов и продуктов катализируемых ими реакций. Использование современных биохимических мето-

дов позволяет определять любые специфические метаболиты, характерные для той или иной наследственной болезни. Биохимические методы дают возможность не только диагностировать заболевания и следить за ходом их лечения, но и выявлять гетерозиготных носителей дефектных генов, определять наследственную предрасположенность к различным болезням. В ряде случаев это возможно осуществить еще до рождения человека, на этапе эмбрионального развития.



Человек как объект генетики имеет ряд особенностей, обуславливающих специфику методов изучения его наследственности и изменчивости. Близнецовый метод, основанный на сравнительном изучении близнецов, позволяет выявлять вклад генотипа и условий среды в развитие фенотипа. Генеалогический метод связан с построением и анализом родословных. С помощью этого метода можно определять тип наследования признаков (доминантный или рецессивный, сцепленный с полом или аутосомный) и вероятность их проявления в последующих поколениях. Для выявления хромосомных и геномных мутаций широко используется цитогенетический метод (микроскопическое исследование хромосом), для выявления генных мутаций — биохимические методы. В генетике человека также находит применение дерматоглифический (изучение рельефа кожи на пальцах, ладонях и подошвах) и некоторые другие методы.



1. Какие особенности человека как объекта генетики осложняют изучение его наследственности и изменчивости?
2. Объясните, почему сравнительное изучение монозиготных близнецов позволяет выявить роль генотипа и условий среды в формировании конкретных признаков организма.
3. Каким образом на основании родословной, отражающей наследование определенного признака, можно установить, является ли данный признак доминантным или рецессивным? Сцепленным с полом или аутосомным?
4. В чем заключается суть дерматоглифического метода? Для чего он может использоваться?
5. С помощью каких методов генетики человека можно выявлять генные мутации? Хромосомные и геномные мутации?
- 6*. В одной семье мальчик был неспособен загибать язык назад, так же как и его старшая сестра. К их большому огорчению младшая сестра могла это делать. Кроме того, их родители были способны загибать язык назад, как и тетя со стороны отца. А вот дядя со стороны матери не мог. Составьте родословную этой семьи и определите тип наследования способности загибать язык назад.



СОСТАВЛЕНИЕ И АНАЛИЗ РОДОСЛОВНЫХ ЧЕЛОВЕКА



§ 39. Наследственные болезни человека

В настоящее время известно несколько тысяч наследственных болезней человека. Их выявлением, изучением, разработкой методов профилактики и лечения занимается *медицинская генетика*.

Генные болезни — обширная группа заболеваний, обусловленных генными мутациями, т. е. повреждением ДНК на уровне отдельных генов. Такие мутации приводят к изменению структуры и функций соответствующих белков, что и лежит в основе фенотипического проявления генных болезней. В большинстве случаев генные заболевания контролируются одной парой аллельных генов и наследуются согласно законам Г. Менделя. Общая частота их проявления в человеческих популяциях составляет 2—4 %.

Генные болезни чаще всего связаны с нарушением обмена определенных веществ — аминокислот, углеводов, липидов и т. д. Кроме того, генные мутации могут быть причиной неправильного развития и функционирования тех или иных тканей и органов. Так, дефектными генами обусловлены *наследственная глухота, атрофия зрительного нерва, шестипалость, короткопалость* и многие другие патологические признаки.

Одним из самых распространенных и наиболее изученных генных заболеваний является **фенилкетонурия (ФКУ)**. Болезнь наследуется по аутосомно-рецессивному типу и встречается в среднем у одного из 8000 новорожденных (данные о частоте встречаемости здесь и далее приведены не для запоминания). ФКУ обусловлена дефектом гена, который кодирует фермент, превращающий аминокислоту фенилаланин в другую аминокислоту — тирозин. Дети с фенилкетонурией рождаются внешне здоровыми, однако данный фермент у них неактивен. Поэтому фенилаланин накапливается в организме и превращается в ряд токсичных веществ, повреждающих нервную систему ребенка. Вследствие этого развиваются нарушения мышечного тонуса и рефлексов, судороги, позже присоединяется отставание в умственном развитии.

Своевременная постановка диагноза (на самых ранних этапах жизни) и перевод ребенка на специальную диету с низким содержанием фенилаланина позволяют предотвратить развитие болезни. Строгая диета не обязательна в течение всей жизни, т. к. нервная система взрослого человека более устойчива к токсичным продуктам обмена фенилаланина.

Некоторые наследственные болезни обусловлены мутациями генов, расположенных в половых хромосомах. Как вы уже знаете, к этой группе заболеваний относится **гемофилия** — наследственное нарушение свертыв-



ваемости крови. Это рецессивное сцепленное с X-хромосомой заболевание связано со снижением или нарушением синтеза определенного фактора свертывания крови. При тяжелой форме гемофилии кровотечения, опасные для жизни больного, могут быть вызваны даже незначительной на первый взгляд травмой. Лечение больных гемофилией основано на введении недостающего фактора свертывания.

Хромосомные болезни обусловлены хромосомными и геномными мутациями, т. е. связаны с изменением структуры или количества хромосом. Среди них можно выделить *структурные нарушения хромосом, трисомии по аутосомам и числовые аномалии половых хромосом*.

Примером заболевания, вызванного нарушением структуры хромосом, может быть **синдром «кошачьего крика»**, обусловленный делецией фрагмента 5-й хромосомы. Характерным признаком этой тяжелой болезни является специфический плач младенца, связанный с аномалиями развития гортани и напоминающий мяуканье кошки. Дети с синдромом «кошачьего крика» рождаются с низкой массой тела и недоразвитием головного мозга. Они отстают от здоровых сверстников в физическом и умственном развитии. Лишь малая часть больных (около 14 %) доживает до возраста 10 лет.

Причиной такой широко известной и распространенной хромосомной болезни человека, как **синдром Дауна**, является трисомия по 21-й хромосоме. Частота заболевания в среднем составляет один случай на 700 новорожденных. Для людей с синдромом Дауна характерны умственная отсталость, низкий рост, уплощенное лицо, монголоидный разрез глаз, деформированные ушные раковины (рис. 98). Часто наблюдаются косоглазие, пороки сердечно-сосудистой системы, органов пищеварения и др.

Известны также заболевания, обусловленные трисомией по 13-й и 18-й хромосомам. Дети с такими аномалиями обычно умирают в раннем возрасте в связи с множественными пороками развития.

Некоторые хромосомные болезни человека связаны с изменением нормального количества половых хромосом. Так, у девочек с моносомией по X-хромосоме (набор 44A + X0, нулем обозначают отсутствие хромосомы) развивается **синдром Шерешевского — Тернера**. Частота встречаемости заболевания составляет около



Рис. 98. Ребенок с синдромом Дауна



Рис. 99. Девочка 12 лет с синдромом Шерешевского — Тернера

одного случая на 3000 новорожденных девочек. Больные отличаются низким ростом, недоразвитием первичных и вторичных половых признаков, бесплодием. Примерно у половины девочек с этим синдромом укорочена шея, от затылка к плечам проходят крыловидные складки кожи (рис. 99).

Синдром полисомии по X-хромосоме у женщин наблюдается с частотой порядка 1 : 700. Чаще всего он обусловлен трисомией (набор 44A + XXX), реже встречаются тетрасомия (44A + XXXX) и пентасомия (44A + XXXXX). В большинстве случаев синдром не сопровождается выраженными фенотипическими проявлениями. У некоторых женщин может проявляться небольшая умственная отсталость, иногда отмечается бесплодие.

Синдром Кляйнфельтера встречается в среднем у одного из 500 мужчин. Заболевание связано с наличием лишней X-хромосомы (кариотип 44A + XXУ) и проявляется в период полового созревания. Для больных характерны недоразвитие наружных половых органов и яичек, нарушение

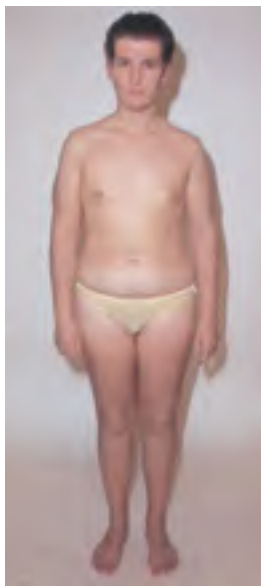


Рис. 100. Юноша с синдромом Кляйнфельтера

процесса сперматогенеза и, как следствие этого, бесплодие. Мужчины с синдромом Кляйнфельтера обычно обладают высоким ростом, женоподобным телосложением, у них отмечают увеличение молочных желез и слабый рост волос на лице (рис. 100).

Заболевания с наследственной предрасположенностью составляют особую группу болезней человека. К ним относятся, например, гипертоническая болезнь, бронхиальная астма, ишемическая болезнь сердца, цирроз печени, язвенная болезнь желудка и др. Главное отличие этих заболеваний от генных и хромосомных заключается в значительном влиянии условий окружающей среды и образа жизни человека на развитие и протекание болезни. Определенное сочетание неблагоприятных факторов может способствовать раннему проявлению болезни с наследственной предрасположенностью. Так, злоупотребление алкоголем может спровоцировать развитие цирроза печени, язвы желудка, ряда других заболеваний, а курение привести к возникновению гипертонической болезни, бронхиальной астмы и т. д.

Диагностика, лечение и профилактика наследственных болезней. Во многих странах мира, в том числе и в Республике Беларусь, существует сеть учреждений, осуществляющих *медико-генетическое консультирование* населения. Главной целью такого консультирования является предупреждение рождения детей с наследственными заболеваниями.

Родители будущего ребенка, у которых есть родственники с наследственными болезнями либо которые уже имеют детей с врожденной патологией, должны обращаться в медико-генетическую консультацию в первую очередь. Медико-генетическое консультирование также показано в случае, если будущая мать старше 35 лет (при этом существенно возрастает вероятность появления детей с наследственными аномалиями), и семьям, в которых супруги являются кровными родственниками. Считается, что каждый человек является носителем хотя бы нескольких вредных рецессивных мутаций. В близкородственных браках значительно повышена вероятность гетерозиготности супругов по одним и тем же рецессивным генам. Поэтому у родителей, состоящих в кровном родстве, частота рождения детей с рецессивными наследственными болезнями во много раз выше, чем в неродственных браках.

Использование разнообразных методов (генеалогического, цитогенетического, биохимических и др.) позволяет врачам-генетикам определить вероятность рождения ребенка с наследственной патологией, на ранних этапах онтогенеза выявить болезнь и вовремя назначить соответствующее лечение.

В зависимости от специфики наследственного заболевания его лечение может включать соблюдение особой диеты (например, в случае фенилкетонурии), введение определенных гормонов или других БАВ, специальных лекарственных препаратов. Так, страдающим наследственной формой сахарного диабета назначают инъекции инсулина, гемофиликам — недостающего фактора свертывания крови. При синдромах Шерешевского — Тернера, Кляйнфельтера и некоторых других применяют введение в организм половых гормонов. Также в последние десятилетия активно разрабатываются методы *генотерапии*, речь о которых пойдет в следующей главе.

Известно, что болезнь, в том числе и наследственную, легче предупредить, чем лечить. Кроме того, на сегодняшний день эффективные методы лечения существуют далеко не для всех наследственных заболеваний. Поэтому важным средством борьбы с ними является профилактика. Будущим родителям необходимо учитывать, что курение, употребление алкоголя и особенно наркотиков резко увеличивают вероятность рождения

ребенка с наследственными аномалиями. Важными условиями снижения частоты появления наследственных болезней являются также забота о чистоте окружающей среды, проверка на генетическую безопасность лекарственных и косметических средств, пищевых добавок, препаратов бытовой химии, своевременное обращение семей в медико-генетические консультации и др.



Среди наследственных заболеваний человека различают генные и хромосомные болезни. Генные заболевания (фенилкетонурия, гемофилия и др.) обусловлены генными мутациями. Причиной хромосомных болезней являются хромосомные и геномные мутации. Хромосомные заболевания могут быть связаны со структурными нарушениями хромосом (синдром «кошачьего крика»), аутомными трисомиями (синдром Дауна), числовыми аномалиями половых хромосом (синдромы Кляйнфельтера, Шерешевского — Тернера, полисомии по X-хромосоме у женщин). Особую группу составляют болезни с наследственной предрасположенностью, развитие и протекание которых в большой степени зависит от условий среды и образа жизни человека. Существуют различные методы диагностики и лечения наследственных болезней, однако первостепенную роль в борьбе с наследственными недугами играет их профилактика.



1. В чем заключается принципиальное различие между генными и хромосомными болезнями?
2. Охарактеризуйте известные вам генные и хромосомные заболевания человека.
3. В чем состоит главное отличие болезней с наследственной предрасположенностью от генных и хромосомных? Какие факторы могут способствовать развитию заболеваний с наследственной предрасположенностью?
4. В чем заключается основная цель медико-генетического консультирования? В каких случаях обращение в медико-генетическую консультацию является совершенно необходимым?
5. Почему в семьях, где супруги являются кровными родственниками, значительно повышен риск рождения детей с наследственными аномалиями?
6. Для людей с какими наследственными заболеваниями возможно применение гормонального лечения? Диетотерапии?
7. Назовите основные меры профилактики возникновения наследственных болезней человека.
- 8*. Рождение детей с какими хромосомными болезнями возможно, если у отца мейоз протекает нормально, а у матери половые хромосомы не расходятся (обе перемещаются к одному из двух полюсов клетки)? Либо, если у матери мейоз протекает нормально, а у отца наблюдается нерасхождение половых хромосом?

ПОДВЕДЕМ ИТОГИ

Изучением наследственности и изменчивости организмов занимается генетика. Основоположником этой науки является Г. Мендель. В середине XIX в. с помощью гибридологического метода он выявил важнейшие закономерности наследования признаков, известные ныне как законы Менделя. Это закон единообразия гибридов первого поколения, закон расщепления и закон независимого наследования.

Огромный вклад в развитие генетики также внес Т. Морган, исследования которого легли в основу хромосомной теории наследственности. Т. Морган установил, что гены располагаются в хромосомах в определенной последовательности, причем аллельные гены находятся в одинаковых локусах гомологичных хромосом. Неаллельные гены могут располагаться в негомологичных хромосомах либо в разных локусах гомологичных хромосом. В первом случае они наследуются независимо, а во втором — сцепленно. Сцепление генов может нарушаться из-за кроссинговера, причем его вероятность пропорциональна расстоянию между генами.

Основными типами взаимодействия аллельных генов являются: полное доминирование, неполное доминирование и кодоминирование.

У большинства раздельнополых организмов пол определяется сочетанием половых хромосом. Особи гомогаметного пола имеют две одинаковые половые хромосомы и образуют один тип гамет. Гетерогаметный пол имеет разные половые хромосомы и формирует два типа гамет. Поэтому в потомстве у таких организмов наблюдается расщепление по полу 1 : 1. Признаки, которые контролируются генами, локализованными в половых хромосомах, называются признаками, сцепленными с полом.

Фенотип организма зависит как от генотипа, так и от условий окружающей среды. Различают ненаследственную (модификационную) и наследственную (комбинативную и мутационную) изменчивость.

Для изучения наследственности и изменчивости человека используются такие методы, как близнецовый, генеалогический, цитогенетический, биохимические и др. Наследственные заболевания человека обусловлены мутациями. Причиной генных болезней являются генные мутации. В основе возникновения хромосомных болезней лежат хромосомные и геномные мутации.



Человек разумный, как и другие виды живых организмов, оказывает воздействие на окружающую среду. Однако, именно благодаря своей разумности, человек целенаправленно изменяет не только неживую природу, но и представителей других видов. Чтобы заметить это, достаточно сравнить домашних животных и культурные растения с их дикими сородичами. Например, культурный картофель, дающий клубни массой 300—400 г, и дикорастущий с клубнями массой около 2 г. Или оценить возможности кур яйценосных пород, дающих яйцо ежедневно, и их диких предков, откладывающих яйца только в сезон размножения. О том, как человеку удалось достичь таких результатов, вы узнаете из этой главы.

§ 40. Селекция и ее роль в жизни человечества

Возникновение селекции. Из истории вы знаете, что первобытные люди на определенном этапе своего существования перешли от охоты и собирательства к выращиванию растений и разведению животных.

Закреплению такого образа жизни способствовал передаваемый из поколения в поколение опыт ведения сельского хозяйства. Суть его заключалась не только в сохранении сведений о благоприятных условиях для развития выращиваемых растений и животных. Главным в таком опыте было следующее: оставлять для размножения те организмы, которые в наибольшей степени отвечали запросам человека. Это привело к тому, что со временем выращиваемые человеком растения и животные стали сильно отличаться от обитающих в дикой природе.

Описанная выше деятельность людей не была специально направлена на создание организмов с измененными свойствами, тем не менее она привела к появлению культурных растений и домашних животных. С развитием человеческого общества эта деятельность не только не угасла, но и получила дальнейшее развитие. Появилось множество декоративных

растений и домашних животных, удовлетворяющих не только материальные, но и эстетические потребности человека. Для их выведения использовался все тот же отбор, но в этом случае он уже осуществлялся целенаправленно. Конкретные особи отбирались в зависимости от предпочтений хозяев. Так появились огромные сенбернары и миниатюрные чихуахуа (рис. 101), почтовые голуби и неспособные нормально летать голуби-дутьши, тюльпаны и ирисы с лепестками всевозможных цветов и т. д.



Рис. 101. Результаты селекции собак

Постепенно выведение культурных растений и домашних животных превратилось в особую практическую деятельность, получившую название «селекция».

Практические результаты селекции. В конце XIX — начале XX в. благодаря развитию естественных наук селекция оформилась в особое научное направление. В современной трактовке **селекция** — это наука о создании новых и усовершенствовании уже существующих пород животных, сортов растений и штаммов микроорганизмов.

Порода, сорт, штамм — это специально выведенные группы организмов, обладающие полезными для человека признаками. Такие группы целенаправленно поддерживаются путем контролируемого человеком размножения.

Ярким примером является разведение собак различных пород. Для получения потомства, обладающего породными качествами, люди специально подбирают родительские пары, что и обеспечивает сохранение породы. При отсутствии контроля за скрещиванием признаки породы, как

правило, не сохраняются. Возникающие в результате свободного размножения потомки известны всем как беспородные собаки — дворняги. На этом примере видно, что осуществляемый человеком отбор — это не только метод получения породы, но и способ ее поддержания и сохранения.

Подобным образом, за счет внутривидового скрещивания, поддерживаются породы и других разводимых человеком животных. Сорты растений в большинстве случаев поддерживаются за счет вегетативного размножения. Как вам известно, при таком размножении потомки полностью сохраняют признаки родителя. Штаммы микроорганизмов также сохраняются благодаря характерному для них бесполому размножению.

Итак, **искусственный отбор** — выбор человеком наиболее ценных в хозяйственном или декоративном отношении особей для получения от них потомства с желаемыми признаками и свойствами. Искусственный отбор является основным методом получения сортов, пород и штаммов.

Методы селекционной работы XX в. В зависимости от свойств подвергающихся искусственному отбору организмов различают его варианты. Так, для выведения пород животных основным вариантом является *индивидуальный отбор*. Его суть заключается в скрещивании между собой особей, которые обладают нужными селекционеру признаками. Полученные в таких скрещиваниях потомки анализируются на наследование желаемых признаков, и среди них отбираются пары для последующих скрещиваний.

В селекции растений, кроме индивидуального отбора, применяют *массовый отбор*. В этом случае семена, полученные после искусственного опыления растений, выбранных при индивидуальном отборе, высевают на отдельных делянках. Затем сравнивают выраженность определенного признака (например, урожайность) у растений, полученных после различных скрещиваний. Для следующего этапа селекции используют семена уже не отдельных растений, а всех экземпляров, выращенных на данной делянке.

В селекционной работе широко используются определенные методы скрещивания (*гибридизации*) организмов. На первоначальных этапах выведения сортов или пород осуществляют межпородную (или межсортовую) гибридную скрещивание. Она называется **аутбридингом**. Когда наступает этап закрепления полученных новых признаков в потомстве, переходят к **инбридингу** — скрещиванию внутри полученной небольшой группы. Инбридинг применяется и для сохранения выведенного сорта или породы.

Аутбридинг и инбридинг представляют собой варианты гибридной скрещивание организмов, которые принадлежат к одному виду. Однако в ряде случаев возможно и получение потомства при скрещивании особей различных видов. Такие скрещивания называют **отдаленной гибридной скрещиванием**.

Полученное в результате отдаленной гибридной скрещивание потомство, как правило, оказывается бесплодным. Это связано с тем, что в клетках гибрида

присутствуют два гаплоидных набора хромосом разных видов живых организмов, а не состоящий из гомологичных хромосом диплоидный набор хромосом одного вида. Из-за этого в первом делении мейоза нарушается процесс конъюгации хромосом (вспомните § 18), что и приводит в итоге к бесплодию.

Однако в селекции растений существует *метод преодоления бесплодия межвидовых гибридов*. Как вам уже известно, у растений, в отличие от животных, полиплоидные формы не только жизнеспособны, но и, как правило, обладают повышенной скоростью развития и роста, имеют большие размеры и урожайность. Поэтому суть метода заключается в искусственном удвоении хромосомных наборов в клетках полученного после отдаленной гибридизации растения. Это осуществляется путем обработки растения особыми мутагенами. В результате получают полиплоид межвидового гибрида. В его клетках мейоз проходит без нарушений, так как каждая из хромосом находит себе пару при конъюгации. Однако для подавляющего большинства животных удвоение хромосомного набора является летальной мутацией. Поэтому получение пород животных на основе отдаленной гибридизации невозможно.



Из главы 6 вы знаете, что основу необходимой для искусственного отбора наследственной изменчивости составляют мутации. В природных условиях мутации встречаются с низкой частотой, но с помощью мутагенов можно повысить частоту их возникновения. Поэтому одним из основных методов селекционной работы с бактериями и грибами стал **индуцированный мутагенез**. Его суть состоит в обработке мутагенами исходных штаммов и проверке выраженности хозяйственно полезных признаков у полученных после такого воздействия потомков.

При правильно подобранных дозах и времени действия мутагенов в обработанных клетках возникает множество различных мутаций. Соответственно, возрастает и вероятность мутационных изменений, влияющих на интересующий селекционеров признак. Например, без мутагенеза для обнаружения микроорганизмов, образующих больше антибиотика, чем уже используемые штаммы, необходимо проверить несколько миллиардов колоний. После удачно проведенного мутагенеза можно обнаружить искомую колонию среди нескольких тысяч проанализированных вариантов.



Достижения селекции XX в. Возникнув на заре человеческой цивилизации как чисто практическая деятельность, селекция превратилась в науку, благодаря которой человечество успешно решало продовольственную проблему в течение последних веков. Более того, интенсивное развитие сельского хозяйства стало одной из главных основ увеличения численности населения Земли с 1 млрд в 1804 г. до 6 млрд в 1999 г. Причем во второй половине XX в. сельское хозяйство мира развивалось преимущественно за счет внедрения в практику новых сортов и пород.

В настоящее время бурный рост населения продолжается — уже в 2011 г. население земного шара достигло 7 млрд человек. О том, сможет ли справиться современная селекция с решением новой продовольственной проблемы, вы узнаете из следующих параграфов.



Селекция — наука о создании новых и усовершенствовании уже существующих пород животных, сортов растений и штаммов микроорганизмов. Порода, сорт, штамм — это выведенные и поддерживаемые человеком группы организмов, обладающие полезными для человека признаками. Основным методом создания пород, сортов и штаммов является искусственный отбор. Его суть заключается в проводимом в ряду поколений выборе и размножении только тех организмов, у которых желаемые свойства выражены в наибольшей степени. Новые сорта и породы создаются путем скрещивания (гибридизации) растений или животных с различными свойствами. Для создания штаммов микроорганизмов широко используется индуцированный мутагенез.



1. Чем отличаются культурные растения и домашние животные от их диких предков?
2. Как поддерживается чистота породы при разведении домашних животных?
3. В чем заключается суть индивидуального искусственного отбора? Массового?
4. Что такое аутбридинг и инбридинг? Когда и для чего они применяются?
5. Почему отдаленная гибридная редко приводит к созданию новых пород и сортов? Как удастся преодолеть бесплодие межвидовых гибридов?
6. Для чего в селекционной работе применяется индуцированный мутагенез?
- 7*. Во второй половине XX в. ряд стран (в частности, Мексика и Индия) сумели увеличить эффективность своего сельского хозяйства в 3—5 раз за 15—20 лет. Это явление назвали зеленой революцией. Что именно стало основным в осуществлении зеленой революции? Используйте дополнительные источники информации.

§ 41. Биотехнология и ее роль в развитии человечества в XXI в. Трансгенные растения

Во второй половине XX в. для получения необходимых человеку веществ в широких масштабах стали применяться микроорганизмы. Появилась микробиологическая промышленность, продукты которой — антибиотики, кормовые добавки, аминокислоты, витамины и другие БАВ — стали производиться во все больших количествах. По своей интенсивности производство продуктов на основе использования живых организмов стало приближаться к чисто технологическим процессам. В совокупности это

привело к появлению нового слова — «биотехнология». Современная **биотехнология** — это получение каких-либо продуктов на основе использования живых организмов, культур клеток и полученных из них ферментов.

Генетическая инженерия как основа современной биотехнологии. В 70-х годах XX в. на вооружении биологов уже имелись методы объединения молекул ДНК в лабораторных условиях. С помощью специальных ферментов можно разрезать молекулы ДНК на отдельные фрагменты и затем соединять в выбранном человеком порядке. Такой способ работы с молекулами ДНК получил название **генетической инженерии**. Самое главное, что такие искусственно составленные из отдельных фрагментов молекулы после их введения в клетки используются ими как обычные молекулы ДНК. То есть закодированная в них генетическая информация реализуется путем транскрипции и трансляции.

Организмы, геном которых был изменен с помощью методов генетической инженерии и содержит хотя бы один активно функционирующий ген другого организма, называют **трансгенными (генетически модифицированными, или ГМО)**.

Трансгенные растения как основа сельского хозяйства XXI в. В последней четверти XX в. селекционная работа в области растениеводства вышла на принципиально новый уровень. Этому способствовало открытие особого способа паразитирования, который используют бактерии из рода *Агробактериум*. Такой способ паразитирования существенно отличается от обычных. Обычные паразиты, поселяясь в хозяине, просто используют то, что имеется у хозяина изначально. Агробактерии же генетически изменяют своего хозяина, передавая ему собственные гены.

После открытия этого явления были разработаны принципиально новые методы получения сортов. С помощью генно-инженерных методов в ДНК, которую агробактерии передают в растение, заменяют нужные агробактериям гены на гены, нужные селекционерам. Затем эту ДНК возвращают в клетки агробактерий. При обработке растительных клеток такими бактериями они переносят в них созданную человеком ДНК как свою собственную.

Это позволяет создавать трансгенные сорта, получение которых методами традиционной селекции невозможно. Например, для придания устойчивости к насекомым-вредителям растениям передают определенные гены бактерий, вызывающих болезни насекомых. В клетках таких растений будет синтезироваться белок, токсичный для насекомых. Съедая лишь небольшое количество тканей растений этого сорта, насекомые-вредители погибают. Поэтому для борьбы с ними нет необходимости применять дорогостоящие

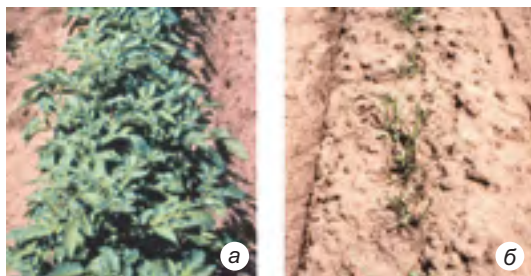


Рис. 102. Результаты испытания трансгенного картофеля, устойчивого к колорадскому жуку: а — трансгенный сорт в период массового размножения колорадского жука; б — обычный сорт в тех же условиях

и вредные для человека и окружающей среды химические средства защиты растений (рис. 102).

Используя различные гены, современные селекционеры методами генетической инженерии получают сорта растений, устойчивые к засухе, заморозкам и другим неблагоприятным условиям. Это позволяет расширять зоны успешного земледелия и разворачивать продуктивное сельское хозяйство в тех регионах мира, где оно до сих пор отсутствовало.

Уделяется серьезное внимание и изменению питательных свойств сельскохозяйственных растений. Например, получены трансгенные сорта кукурузы, сои и других кормовых культур, в которых содержание белка и незаменимых аминокислот выше по сравнению со старыми сортами.

С помощью генетической инженерии растений решаются некоторые медицинские проблемы. Так, в Японии закончены испытания сортов риса, потребление которых позволит помочь людям, страдающим аллергией на пыльцу хвойных растений.

Методами генетической инженерии для получения высокоценных продуктов питания выведены особые сорта растений. Одним из примеров является так называемый «золотой рис». Его отличительной чертой является образование значительного количества провитамина А — каротина. При нехватке в продуктах питания этого вещества у людей развиваются болезни глаз, которые при длительном гиповитаминозе могут приводить к полной слепоте. В целом ряде азиатских стран сотни тысяч людей страдают от таких болезней. В обычном рисе, которым питается большинство бедного населения, каротин практически отсутствует. Поэтому в растения риса были перенесены гены из растений, в которых каротин образуется много. По расчетам специалистов, за счет введения в рацион питания трансгенного золотого риса медицинскую проблему, связанную с дефицитом провитамина А в пищевом рационе человека, можно будет решить в ближайшие десятилетия.



На основе трансгенных растений возможно также получение белков других организмов. Такие белки применяются, например, в ветеринарии и медицине. Условно эти растения называются *растениями-биореакторами*.

Благодаря генетической инженерии получены декоративные растения, способные светиться при слабом вечернем освещении за счет переноса в них генов из светящихся морских бактерий. С помощью переноса генов фиалки в клетки шиповника получены голубые розы, вывести которые селекционеры безуспешно пытались в течение нескольких веков.

Проблема биобезопасности. Широкое внедрение в практику трансгенных растений вызвало определенные социальные изменения в обществе. Основной волнующей ученых проблемой стали опасения, что создаваемые человеком трансгенные растения могут выйти из-под контроля человека и внедриться в естественные экосистемы. Это, в свою очередь, может привести к исчезновению из биосферы некоторых видов растений, животных и микроорганизмов. Хотя вероятность этих событий очень мала, научная общественность не оставила эти теоретические опасения в стороне. Поэтому на специальных конференциях и симпозиумах были разработаны правила создания, испытания и использования трансгенных растений.

У части населения эти опасения ученых трансформировались в неприятие трансгенных растений и производимых из них продуктов. При этом природоохранный аспект для обычных людей отошел на второй план. Главное, чего боятся люди, не опасны ли трансгенные растения и другие генетически модифицированные организмы для здоровья человека. Учитывая это, все создаваемые методами генетической инженерии растения должны проходить обязательную проверку на безвредность для человека и сельскохозяйственных животных. В Республике Беларусь принят закон «О безопасности генно-инженерной деятельности», который является основной нормативно-правовой базой национальной системы биобезопасности. Для координации деятельности правовых структур и населения в Республике Беларусь создан и успешно работает Национальный координационный центр биобезопасности.

Первые десятилетия нынешнего века подтверждают правильность выбранного пути интенсивного развития биотехнологии. Можно с уверенностью утверждать, что дальнейшее развитие человечества будет определяться все более широким внедрением достижений биологии в практическую деятельность людей. Поэтому современный грамотный человек не должен бояться генетически модифицированных организмов. К их созданию и применению следует относиться как к одному из основных полезных результатов развития современной науки и технологии.



Современная биотехнология — это получение каких-либо продуктов на основе использования живых организмов, культур клеток и полученных из них ферментов. Биотехнология базируется на достижениях генетической инженерии, с помощью которой создаются организмы с ранее не существовавшими комбинациями признаков. В селекции растений новые сорта создаются путем передачи в растительные клетки генов других организмов. Разработка, испытания и использование генетически модифицированных организмов находятся под постоянным контролем.



1. Что такое биотехнология?
2. Что такое генетическая инженерия?
3. Какие бактерии используются для введения нужных человеку генов в клетки растений?
4. Какую пользу приносят трансгенные растения сельскому хозяйству?
5. Почему использование трансгенных растений следует рассматривать как одну из мер защиты окружающей среды?
6. Следует ли бояться трансгенных растений и изготовленных из них продуктов? Какая система биобезопасности существует в мире?
- 7*. Представьте себе, что вы получили возможность самостоятельно планировать получение новых сортов трансгенных растений. Растение с какими свойствами вы хотели бы создать, чтобы принести максимальную пользу себе и человечеству?

§ 42. Биотехнология и ее роль в развитии человечества в XXI в. Трансгенные микроорганизмы и животные. Клеточная инженерия

Получение и применение трансгенных микроорганизмов. С развитием генетической инженерии именно бактерии стали первыми объектами для внедрения в их клетки не свойственной им изначально генетической информации.

Вы уже знаете, что с помощью специальных ферментов можно соединять в одной молекуле ДНК гены различных организмов. Такие молекулы используют для создания генетически модифицированных микроорганизмов в процессе получения штаммов с заданными свойствами. Из главы 2 вам известно, что в бактериальных клетках присутствуют небольшие кольцевые молекулы ДНК — плазмиды. Плазмидную ДНК выделяют из клеток, соединяют с фрагментами ДНК, несущими нужные гены, и вводят эту генно-инженерную конструкцию в клетки микроорганизмов (рис. 103).



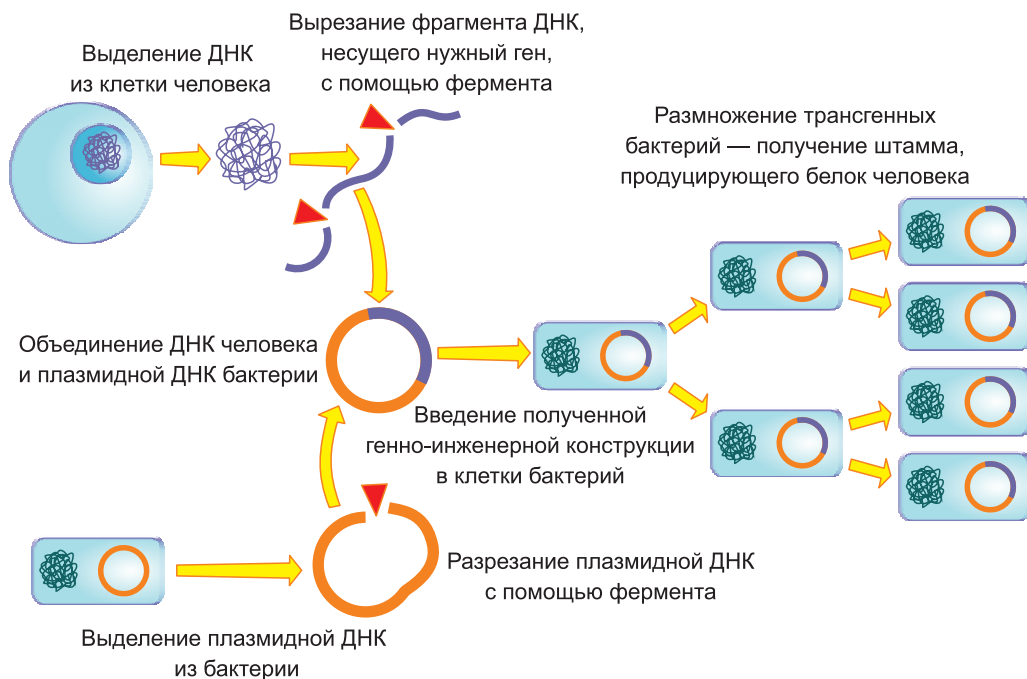


Рис. 103. Схема получения бактериального продуцента белка человека

С использованием такого метода получают бактерии, синтезирующие белки человека. Одним из первых успешно реализованных проектов, доказавших полезность такого биотехнологического направления, было получение бактерий, продуцирующих инсулин человека.

Белок инсулин необходим для оказания помощи людям, страдающим сахарным диабетом. До возникновения генетической инженерии для этого использовали инсулин коров или свиней. Однако при введении во внутреннюю среду человека белков другого вида на них развивается иммунный ответ. Поэтому эффективность действия такого инсулина падает и приходится увеличивать вводимые дозы, что влечет за собой нежелательные побочные эффекты. Замена инсулина животных на полученный генно-инженерным путем инсулин человека позволила снизить уровень иммунных ответов. В настоящее время более 70 % диабетиков мира получают инъекции инсулина человека, производимого на основе штаммов бактерий и дрожжей, которые получены методами генетической инженерии.

Еще одним биотехнологическим направлением является *использование ферментов микроорганизмов*. Для этого такие ферменты особым образом выделяют из выращенных дрожжей или бактерий и обрабатывают ими

соответствующие субстраты. В частности, ферменты бактериального или грибного происхождения применяются для получения глюкозы из крахмала и целлюлозы. Определенные ферменты микроорганизмов добавляют в современные средства для стирки белья. Полученные из трансгенных штаммов-продуцентов пищеварительные ферменты входят в состав препаратов для улучшения пищеварения и усвояемости кормов сельскохозяйственными животными.

Получение и применение трансгенных животных. Генетическая инженерия животных — наиболее сложное из всех биотехнологических направлений. Это связано с отсутствием у всех позвоночных животных бесполого размножения, а у млекопитающих — еще и с невозможностью развития потомства вне материнского организма. Однако биотехнология XXI в. сумела преодолеть эти трудности.

В настоящее время разработаны методы введения дополнительной генетической информации в клетки практически любых организмов. Но получить трансгенное млекопитающее удастся только с использованием сложных методологических подходов. Наиболее успешным является *метод микроинъекций в мужской пронуклеус*.

Для осуществления микроинъекций используют клетки, полученные сразу после слияния яйцеклетки и сперматозоида. У млекопитающих после слияния половых клеток в течение нескольких часов ядра сперматозоида и яйцеклетки (мужской и женский пронуклеусы соответственно) остаются не слившимися. В мужской пронуклеус с помощью специального прибора вводят молекулы ДНК, содержащие нужные гены. Через некоторое время происходит слияние пронуклеусов, и зигота начинает делиться. Такие зиготы вводятся в матку специально подготовленной самки (суррогатной матери). Через положенный для вынашивания плода срок рождается трансгенный детеныш. Таким способом можно получить трансгенное животное практически любого вида млекопитающих.

Трансгенных животных получают для научных и практических целей. В частности, на лабораторных трансгенных мышах созданы модели целого ряда наследственных заболеваний человека. На таких животных отрабатываются возможные пути предотвращения этих заболеваний и оказания медицинской помощи болеющим.

Некоторые белки человека не удается нарабатывать с использованием бактерий, грибов или культур клеток животных. В этом случае методом микроинъекций можно получить животное, в молоке которого будет содержаться белок медицинского назначения. Примером может служить один из факторов свертывания крови человека, который необходимо периодически вводить больным гемофилией. По расчетам ученых, стадо трансгенных животных (например, овец) с численностью около сотни особей будет

способно обеспечить необходимым белком всех гемофиликов мира. Таких животных называют *животными-биореакторами*.

В рамках генетической инженерии животных ведутся работы не только по млекопитающим. Разрабатываются более эффективные методы получения трансгенных птиц и рыб.

В селекционной работе с сельскохозяйственной птицей основными направлениями являются получение пород с улучшенным составом мяса и яиц, а также устойчивых к инфекционным заболеваниям. Проводятся эксперименты по созданию птиц-биореакторов, в яйцах которых белок птичий альбумин был бы частично заменен на белок медицинского или ветеринарного назначения.

Для выведения пород рыб также используются методы генетической инженерии. Так, в геном атлантического лосося был введен ген гормона роста одного из видов тихоокеанского лосося. Результатом стало создание лосося, растущего в 2 раза быстрее, чем рыбы исходной породы (рис. 104). Еще одним достижением генетической инженерии рыб стало создание пород светящихся в темноте аквариумных рыбок. Для этого были использованы гены медуз и кораллов, которые кодируют светящиеся белки разных цветов (рис. 105).

Генотерапия. Современная молекулярная биология создает основы для успешного решения проблемы наследственных заболеваний человека. Сведения о мутантных генах, определяющих наследственные болезни, постоянно накапливаются в соответствующих базах данных. Это позволяет с использованием трансгенных лабораторных животных моделировать наследственные заболевания людей и на основе этого разрабатывать методы оказания помощи. Суть так называемой *генотерапии* заключается в замене дефектного гена, приводящего к болезни, на нормальный. Для этого можно использовать два основных подхода.



Рис. 104. Особи лосося одного возраста исходной и трансгенной пород



Рис. 105. Трансгенные аквариумные рыбки

В первом случае ДНК, несущую нормальный ген, вводят непосредственно в ткани определенных органов человека, страдающего наследственной патологией. Во втором случае из патологически измененного органа человека хирургически извлекают небольшое количество клеток. Введение ДНК с нормальным геном осуществляют в лабораторных условиях, размножают получившие нормальный ген клетки на питательных средах и затем вводят эти клетки в соответствующий орган пациента.

Оба подхода применимы только к тем органам, в которых происходит постоянное возобновление клеток. Успех лечения зависит от того, насколько эффективно будет происходить замена исходных дефектных клеток на клетки, несущие нормальный ген.

Клеточная инженерия — направление современной биотехнологии, которое заключается в получении организмов с новыми свойствами путем комбинирования отдельных компонентов клеток. Так, например, можно переносить из клеток одного организма в клетки другого определенные органоиды или заменять в клетках ядра.

К клеточной инженерии относится и *соматическая гибридизация*, т. е. слияние соматических клеток в лабораторных условиях. С помощью данного метода создают, например, межвидовые гибриды растений, которые нельзя получить путем обычного скрещивания.

Для этого изолированные растительные клетки обрабатывают ферментами, которые разрушают клеточную стенку. Затем смешивают обработанные таким образом клетки двух различных видов растений. Добавляют вещества, способствующие слиянию клеток, и создают условия для восстановления клеточных стенок. В дальнейшем из отдельных гибридных клеток на специальных питательных средах выращивают гибридные растения. Таким путем были получены, например, гибриды сливы и черешни, вишни и черешни и др.



Современные биотехнологические методы в сочетании с методами генетической инженерии используются для получения высокоэффективных штаммов бактерий и грибов. Генетическая инженерия открывает возможности для создания трансгенных животных, что позволяет повысить эффективность животноводства. Исследуются возможности получения необходимых для медицины белков человека с помощью животных-биореакторов. В медицине на основе молекулярно-биологических методов успешно разрабатываются подходы к лечению наследственных заболеваний человека.



1. Как получают штаммы бактерий, синтезирующих белки человека?
2. С какими целями проводится получение трансгенных микроорганизмов?
3. Охарактеризуйте основной метод получения трансгенных млекопитающих.
4. Что представляет собой генотерапия? Опишите основные методы генотерапии наследственных болезней.
5. Что такое соматическая гибридизация?
- 6*. Как вы считаете, в чем заключаются сложности получения сортов на основе соматической гибридизации?
- 7*. В 2007 г. Нобелевская премия по физиологии и медицине была вручена за получение трансгенных лабораторных мышей. Как вы думаете, для чего могут использоваться трансгенные мыши?

ПОДВЕДЕМ ИТОГИ

Искусственный отбор животных и растений сыграл важную роль в развитии человечества. Со становлением науки сформировалась селекция — научно-практическая деятельность людей, направленная на получение и совершенствование сортов растений, пород животных и штаммов микроорганизмов. Во второй половине XX в. сформировалась биотехнология, основанная на достижениях молекулярной биологии и генетической инженерии. Главный результат развития биотехнологии — более быстрое и эффективное получение необходимых человечеству продуктов на основе измененных человеком живых организмов. Широкое внедрение в практику трансгенных микроорганизмов, растений и животных находится под международным контролем. Биотехнология — одно из основных направлений развития человеческого общества в XXI в.



Изучая школьный курс биологии, вы познакомились с поразительным многообразием мира живой природы, убедились в том, что на нашей планете сравнительно примитивные формы жизни существуют вместе с высокоорганизованными. Вы также знаете, что все живое на Земле обладает рядом общих признаков и свойств. При этом для каждого организма характерно наличие адаптаций, обеспечивающих его существование в определенных условиях окружающей среды.

Как возникло огромное разнообразие биологических видов? Почему наряду с относительно просто устроенными организмами существуют сложноорганизованные? Действие каких сил обуславливает приспособленность живых организмов к среде их обитания? Каково происхождение человека и какое место в системе живой природы он занимает? Ответить на эти и многие другие вопросы с научной точки зрения позволяет **эволюционное учение**.

Термин *эволюция* был введен в науку швейцарским зоологом Ш. Бонне в середине XVIII в. **Биологической эволюцией** называют закономерный, необратимый процесс исторического развития живой природы (органического мира), направленный на повышение приспособленности организмов к меняющимся условиям окружающей среды. В этой главе будут рассмотрены основные гипотезы возникновения жизни на Земле, история развития эволюционных взглядов, важнейшие закономерности протекания эволюции живых организмов (в том числе человека) и результаты этого процесса.

§ 43. Основные гипотезы происхождения жизни

Проблема происхождения жизни волнует человечество с древних времен. В попытках объяснить, каким образом на нашей планете могли возникнуть живые организмы, выдвигалось множество предположений. В пользу некоторых из них свидетельствуют определенные научные факты и результаты экспериментов. Другие гипотезы, напротив, были опровергнуты.

Однако и на сегодняшний день вопрос о возникновении жизни на Земле нельзя считать полностью решенным.

Креационизм. В соответствии с этой религиозной и философской концепцией природа была создана Богом (Творцом), в том числе и все живые организмы. Поэтому гипотезы **креационизма** (от лат. *creatio* — творить) еще называют гипотезами *Божественного сотворения мира*. Позиций креационизма придерживаются сторонники практически всех распространенных религиозных учений. Большинство религий описывает создание мира и живых организмов в той форме, которая доступна для понимания широким слоям населения. Однако у креационистов нет единой точки зрения на процесс сотворения мира: в разных религиозных учениях существуют различные его трактовки и нередко они противоречат друг другу. При этом акт Божественного творения рассматривается как произошедший лишь однажды в прошлом. Следовательно, он недоступен для исследования. В связи с этим гипотезы креационизма невозможно ни доказать, ни опровергнуть с научной точки зрения. По-видимому, они будут существовать пока существует само человечество.

Гипотезы внеземного происхождения жизни сводятся к тому, что жизнь на планете Земля не возникала, а была занесена из космоса. Сторонники этих гипотез полагают, что «споры жизни» могли попасть на нашу планету вместе с метеоритами, кометами, космической пылью, быть перенесенными с помощью света или даже инопланетянами.

Лабораторные исследования показали, что споры некоторых бактерий и растений могут выдерживать длительное пребывание в вакууме при температурах, близких к абсолютному нулю ($-273,15^{\circ}\text{C}$), без потери жизнеспособности. Кроме того, они проявляют устойчивость к ультрафиолетовому излучению и ионизирующей радиации, т. е. к условиям открытого космоса. Имеются также данные об обнаружении следов органических веществ в составе комет и метеоритов. Однако гипотезы внеземного происхождения не дают ответа на вопрос об изначальном возникновении жизни. По сути, они переносят данную проблему с планеты Земля в иную часть Вселенной.

Гипотезы самопроизвольного зарождения существовали с древних времен и подразумевали возможность самозарождения живых организмов из различных объектов неживой природы. Еще в Древней Греции многие философы полагали, что живые организмы способны возникать из почвы, ила, воды, навоза, гниющего мяса и т. п. Например, Аристотель утверждал, что лягушки, насекомые и растения могут развиваться из сырой почвы, а дождевые черви — из ила, который накапливается на дне прудов. «Таковы факты — живое может возникнуть в результате не только

спаривания животных, но и разложения почвы... Так же обстоит дело и у растений: некоторые развиваются из семян, а другие... самозарождаются под действием сил природы из разлагающейся земли».

Представления о спонтанном зарождении организмов из тел неживой природы были распространены вплоть до XIX в. Бельгийский исследователь Я. ван Гельмонт (фамилия приведена не для запоминания) в первой половине XVII в. описал «эксперимент», в котором он за три недели якобы создал мышей. Для этого ван Гельмонту понадобились темный шкаф, горсть зерна и грязная рубашка. Он считал, что активным началом, стимулирующим зарождение мышей, служит человеческий пот. В то время подобные «эксперименты» проводили многие естествоиспытатели и идея о возникновении жизни из неживой материи находила широкую поддержку.

Однако далеко не все ученые разделяли эти взгляды. Споры между сторонниками и противниками самопроизвольного зарождения организмов продолжались долгое время. Только в середине XIX в. выдающемуся французскому микробиологу Луи Пастеру удалось убедительно доказать, что *в современных условиях* жизнь может возникнуть только из предшествующей жизни. Таким образом, концепция самозарождения была окончательно опровергнута.

В 1860 г. Л. Пастер нанес сокрушительный удар по концепции самопроизвольного зарождения жизни. Путем кипячения он стерилизовал в колбе питательную среду, и придавал горлышку колбы S-образную форму. При этом воздух мог свободно поступать в колбу, но для бактерий и их спор изгибы горлышка служили ловушкой. Питательная среда в таких сосудах долгое время оставалась стерильной и прозрачной, в ней не наблюдалось самозарождения микроорганизмов. Но стоило удалить S-образное горлышко — и жидкость быстро мутнела из-за размножения попавших в нее бактерий. То же самое происходило и в случае, если колбу наклоняли так, чтобы содержащаяся в ней жидкость попала в изгиб горлышка, смыла находящиеся в нем бактерии, а затем вернулась обратно в колбу.



Биохимические гипотезы основываются на том, что жизнь на Земле возникла из неживой материи в результате процессов, подчиняющихся химическим и физическим законам. Как уже отмечалось, в настоящее время самозарождение живых организмов из неживой природы не представляется возможным. Однако не исключена возможность того, что в далеком прошлом, в условиях древней Земли жизнь могла возникнуть из химических соединений. Иными словами, появлению первых живых организмов мог предшествовать длительный этап химической эволюции.

Среди биохимических гипотез происхождения жизни первоочередного внимания заслуживает **коацерватная гипотеза**, которую в 1924 г. предложил русский биохимик А. И. Опарин. Несколько позже, независимо от него, аналогичное предположение выдвинул британский биолог Дж. Холдейн. Согласно гипотезе Опарина — Холдейна в процессе возникновения жизни на Земле можно выделить три основных этапа.

1. Синтез низкомолекулярных органических соединений из неорганических веществ. Астрономы и геологи оценивают возраст Земли примерно в 4,5 млрд лет. На ранних этапах развития нашей планеты температура ее поверхности была очень высокой. По мере остывания образовалась земная кора. Атмосфера древней Земли, по-видимому, не содержала кислорода и состояла из водяного пара, аммиака, углекислого газа, метана и других газообразных соединений. Со временем остывание планеты привело к конденсации паров воды и формированию первичного океана.

В то время наша планета не имела озонового экрана, поэтому на ее поверхность поступал интенсивный поток ультрафиолетового солнечного излучения. Именно оно, по мнению Опарина, служило главным источником энергии для синтеза органических веществ из неорганических. Кроме того, образование органических соединений могло происходить под действием электрических разрядов — молний, высокой температуры (вследствие выбросов в первичный океан и атмосферу раскаленных продуктов вулканической деятельности), радиоактивных излучений и т. д. Синтезирующиеся органические вещества (аминокислоты, моносахариды, спирты, карбоновые кислоты и др.) долгое время накапливались в первичном океане. Это привело к образованию так называемого *первичного бульона*, в котором впоследствии и зародилась жизнь.

2. Образование биополимеров. Предполагается, что на этом этапе в первичном бульоне из низкомолекулярных органических веществ, таких как аминокислоты, нуклеотиды и моносахариды, синтезировались соответствующие биополимеры — белки, нуклеиновые кислоты и полисахариды. Опарин полагал, что главная роль в возникновении первых живых организмов принадлежала белкам. В растворах белки способны образовывать

многомолекулярные комплексы, обособленные от окружающей их воды. Такие комплексы могут сливаться друг с другом, формируя сгустки — **коацерваты** (от лат. *coacervus* — сгусток).

Коацерваты обладали способностью поглощать из окружающего раствора различные вещества и за счет этого увеличиваться в размерах (подобие *питания и роста*). Крупные коацерваты могли дробиться с образованием мелких сгустков (подобие *размножения*). Однако коацерваты были лишены биологических мембран и не имели генетического аппарата, поэтому их не принято считать первыми живыми организмами.

3. Формирование первых живых организмов — протобионтов. К гидрофильным головкам липидов, покрывавших в виде пленки поверхность воды, способны притягиваться молекулы белков. При порывах ветра капли воды с содержащимися в них коацерватами могли отрываться от поверхности и снова падать в первичный бульон. Так, вероятно, образовались липидно-белковые мембраны, которые обладали избирательной проницаемостью и придавали коацерватам стабильность.

Дальнейшее объединение коацерватов с нуклеиновыми кислотами, по-видимому, и привело к формированию **протобионтов** — первых живых организмов, способных к *саморегуляции и самовоспроизведению*. Считается, что протобионты могли делиться (*бесполое размножение*) и избирательно поглощать из первичного бульона различные вещества, в том числе органические (*гетеротрофное питание*). Часть органических соединений они использовали в процессах пластического обмена (т. е. для *роста*), другие расщепляли в ходе энергетического обмена (*анаэробное дыхание*).



Основными гипотезами возникновения жизни являются гипотезы Божественного сотворения (креационизм), внеземного происхождения жизни и биохимические. Концепция самопроизвольного зарождения живых организмов из объектов неживой природы на сегодняшний день отвергнута. В современных условиях жизнь может возникнуть только из предшествующей жизни. Однако в условиях древней Земли происхождение живых организмов в результате длительной эволюции химических соединений представляется возможным. В этом заключается суть коацерватной гипотезы Опарина — Холдейна. Согласно ей в процессе возникновения жизни на Земле можно выделить три этапа: синтез низкомолекулярных органических веществ из неорганических, образование биополимеров и формирование протобионтов — первых живых организмов.



1. В чем заключается суть концепции креационизма?
2. Каким образом сторонники гипотез внеземного происхождения жизни объясняют возникновение живых организмов на Земле? Какие данные могут свидетельствовать в пользу этих гипотез?
3. В чем состояла идея спонтанного зарождения живых организмов? Почему она была отвергнута?
4. На чем основываются биохимические гипотезы возникновения жизни? Охарактеризуйте основные этапы происхождения жизни в соответствии с коацерватной гипотезой Опарина — Холдейна.
- 5*. Как вы думаете, почему в условиях современной Земли возникновение жизни согласно гипотезе Опарина — Холдейна считается невозможным? Назовите несколько причин.

§ 44. История развития эволюционных взглядов

Идеи о единстве и историческом развитии живой природы высказывали еще философы Древнего мира. Однако до XIX в. большинство натуралистов придерживалось представлений, основанных на позициях средневекового креационизма: все живое создано Творцом и остается неизменным. Тем не менее по мере развития естествознания исследователи продолжали накапливать сведения, которые противоречили взглядам о постоянстве и неизменности живых организмов.

Эволюционная теория Жана-Батиста Ламарка. В начале XIX в. французский ученый Ж.-Б. Ламарк впервые выдвинул целостную эволюционную концепцию. Опираясь на многочисленные факты, доказывающие изменчивость животных и растений, он разработал учение об историческом развитии органического мира под действием естественных причин. Жизнь по Ламарку возникла путем самозарождения примитивных организмов из неживой материи и далее развивалась от простых форм к более сложным.

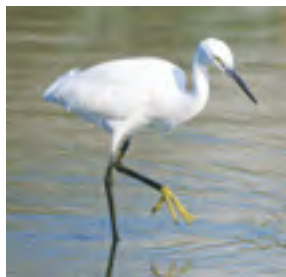
Ламарк выделил два основных направления эволюции. Ступенчатое повышение уровня организации (принципиальное усложнение) живых организмов он назвал *градацией*. Так, например, путем градации полипы преобразуются в червей, те в свою очередь в насекомых и так далее до высшей ступени — птиц и млекопитающих. Кроме того, организмы, занимающие разные ступени, испытывают воздействие определенных внешних факторов и приспосабливаются к ним, т. е. происходит *адаптация* живых существ к условиям окружающей среды. Благодаря этому на каждой ступени эволюции возникает разнообразие организмов, приспособленных к условиям среды их обитания.

Таким образом, Ламарк предложил единую концепцию развития живой природы, описал возможные пути эволюционного процесса и его

результаты, указал на тесную связь организмов с окружающей средой. Однако ему не удалось правильно объяснить причины и движущие силы эволюции. Так, ученый считал, что главной причиной эволюционных изменений является *стремление к совершенствованию*, якобы присущее всему живому. Кроме того, Ламарк полагал, что под действием условий среды организмы меняются *только в полезную для себя сторону* и при этом обязательно *передают по наследству все «благоприобретенные» признаки*.

Например, возникновение полезных изменений у большинства животных Ламарк объяснял действием «закона» *упражнения и неупражнения органов*. Так, птицы, которые ходят вдоль берегов водоемов в поисках пищи, вынуждены постоянно доставать ноги из ила, чтобы не увязнуть в нем. Благодаря таким упражнениям длина их ног увеличивается (рис. 106). Это полезное изменение наследуют потомки, которые также упражняют свои ноги. Таким образом в ряду поколений птиц происходит постепенное удлинение ног. И наоборот, при неупражнении те или иные органы подвергаются *редукции*, т. е. уменьшению и упрощению строения, вплоть до полного исчезновения. С позиций учения Ламарка так объясняется, например, редукция глаз у крота (см. рис. 106).

Очевидно, что любые изменения органов, возникающие под действием их упражнения или неупражнения, являются проявлением модификационной изменчивости, а значит, не могут наследоваться. Нельзя также утверждать, что по наследству передаются лишь полезные признаки. Таким образом, представления Ламарка о механизмах эволюционного процесса оказались ошибочными.



Эволюционная теория Чарлза Дарвина. Создателем эволюционной теории, которая стала фундаментом для развития современной биологии, оказала значительное влияние на другие естественные науки и мировоззрение многих людей, является выдающийся английский ученый Ч. Дарвин. Одним из самых важных событий в жизни Дарвина стало кругосветное путешествие на корабле «Бигл», в которое он был приглашен в качестве натуралиста.

Рис. 106. Результаты упражнения и неупражнения органов согласно учению Ламарка: длинные ноги у цапли и отсутствие развитых глаз у крота

Во время путешествия Дарвин изучал растительный и животный мир посещаемых земель, исследовал ископаемые остатки организмов, сохранившиеся в геологических пластах, собрал множество коллекций. В этот период у молодого ученого и сформировались представления, которые впоследствии легли в основу его эволюционной теории. После возвращения в Англию Дарвин на протяжении долгих лет изучал материал, собранный во время путешествия, анализировал труды других ученых, исследовал процессы изменения животных и растений под влиянием одомашнивания, проводил различные научные эксперименты. Итогом этой многолетней работы стало создание эволюционного учения, в корне изменившего представление человечества о живой природе. Самый значимый труд Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора», в котором он изложил свои взгляды на эволюцию органического мира, был издан в 1859 г.

Основными положениями теории эволюции Ч. Дарвина являются следующие.

1. Все виды живых организмов, населяющих Землю, не были кем-то созданы, а *возникли естественным образом*.

2. Виды постепенно изменяются и совершенствуются в соответствии с *условиями окружающей среды*. В основе этих преобразований лежит **наследственная изменчивость**, которая является главной *предпосылкой* эволюции.

3. Эволюция протекает под действием **естественного отбора**, который является следствием **борьбы за существование**. Это — *движущие силы* эволюции.

4. *Результатами* эволюции являются **приспособленность** живых организмов к условиям среды их обитания и **многообразие видов** в природе.

Всем живым организмам свойственна изменчивость. Дарвин понимал, что для эволюционного процесса важны только те изменения, которые могут передаваться из поколения в поколение. Поэтому именно *наследственной* изменчивости, которую Дарвин называл *неопределенной*, ученый придавал особое значение, рассматривая ее как предпосылку эволюции.

Согласно учению Дарвина неопределенная изменчивость проявляется в возникновении у особей индивидуальных изменений, которые отличают их от других особей того же вида и передаются по наследству. Примером может служить появление ягненка с сильно укороченными ногами в потомстве овец, имеющих ноги нормальной длины, или экземпляров растений, имеющих нестандартную для своего вида окраску цветков.

Наследственная изменчивость сама по себе не носит приспособительного характера. Она лишь обуславливает разнообразие особей по множеству признаков, способных передаваться их потомкам. Поэтому Дарвин полагал, что в природе существуют особые механизмы, направляющие ход эволюции на повышение приспособленности организмов к условиям среды. Такими механизмами — движущими силами эволюции — являются борьба за существование и естественный отбор.

Живые организмы вследствие размножения способны увеличивать свою численность в геометрической прогрессии. Для примера можно взять слонов. Эти животные отличаются низкой плодовитостью. Самка за всю жизнь (несколько десятков лет) рождает в среднем 6 детенышей. Тем не менее, по расчетам Дарвина, при условии выживания всех потомков за 750 лет одна пара слонов может дать начало 19 млн особей!

Однако подобного увеличения численности особей в природе не происходит. По ряду причин (нехватка необходимых ресурсов, действие неблагоприятных абиотических факторов, паразитов, хищников и др.) часть потомства погибает, так и не воспроизведя себе подобных. На основании этого Ч. Дарвин пришел к выводу, что любой организм, появившийся на свет, вступает в борьбу за свое существование.

Под **борьбой за существование** Дарвин понимал совокупность взаимодействий живых организмов между собой и с различными факторами неживой природы, определяющих успех или неудачу особей в выживании и размножении. Он выделил три формы борьбы за существование: *внутри-видовую, межвидовую и борьбу с неблагоприятными условиями неживой природы* (борьбу за выживание в условиях очень высоких или низких температур, засухи и т. п.). При этом ученый подчеркивал, что наиболее остро борьба протекает между особями одного вида, т. к. они обладают практически одинаковыми потребностями и возможностями. Важно отметить, что Дарвин использовал понятие «борьба за существование» в широком, образном смысле, подразумевая под ней не только *прямое взаимодействие* живых организмов, но и любые формы *конкуренции* между ними.

Как уже отмечалось, благодаря наследственной изменчивости особи любого вида отличаются друг от друга по ряду признаков, которые потенциально могут передаваться следующим поколениям. Из-за такой неоднородности особи с определенным набором признаков, повышающих их приспособленность к факторам среды, имеют больше шансов выжить и оставить потомство, чем другие особи. Иными словами, наиболее приспособленные индивидуумы получают преимущество в борьбе за существование.

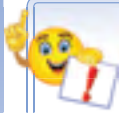
Следствием борьбы за существование является **естественный отбор**. Так Ч. Дарвин называл *процесс выживания и размножения особей, наиболее приспособленных к условиям окружающей среды, и гибель менее приспособленных*. Выжившие особи оставляют потомство, и полезные наследственные изменения передаются следующему поколению. Естественный отбор происходит в природе непрерывно, в бесконечном ряду поколений. При этом в каждом поколении сохраняются преимущественно те формы, которые наиболее адаптированы к сложившимся условиям среды. Следовательно, одним из результатов эволюции является **приспособленность** организмов к среде их обитания.

Другим результатом эволюционного процесса, согласно теории Дарвина, является **многообразие видов** живых организмов. Ученый считал, что под действием естественного отбора особи одного вида, живущие в разных условиях, приобретают различные приспособления (признаки). Эволюционное расхождение признаков у родственных организмов, обитающих в различных условиях, Дарвин назвал **дивергенцией**. В результате дивергенции на базе одного исходного вида со временем может возникнуть два или несколько новых. Процессы видообразования являются причиной многообразия видов в природе.



Кризис дарвинизма и создание синтетической теории эволюции. Во второй половине XIX в. эволюционные идеи Ч. Дарвина получили широкое распространение и поддержку среди ученых всего мира. Теория Дарвина была значительно расширена и дополнена трудами его многочисленных последователей — сформировался так называемый *классический дарвинизм*. Однако бурное развитие генетики в начале XX в. привело к тому, что многие специалисты в этой области начали критиковать учение Дарвина. Не сумев правильно оценить значение своих открытий для дальнейшего развития эволюционной теории, они противопоставляли ее генетике, отрицали творческую роль естественного отбора в видообразовании. Это послужило причиной кризиса классического дарвинизма.

Возникшее между дарвинизмом и генетикой противоречие преодолела **синтетическая теория эволюции (СТЭ)**. Название «синтетическая» обусловлено тем, что разработка этой теории стала результатом синтеза дарвинизма и достижений целого ряда биологических наук — генетики, экологии, цитологии, молекулярной биологии и др. Благодаря созданию синтетической теории эволюции учение Ч. Дарвина обрело прочный научный фундамент. СТЭ, основные положения которой были сформулированы в середине XX в., в настоящее время продолжает развиваться и обогащаться новыми научными данными.



Первую целостную эволюционную концепцию выдвинул Ж.-Б. Ламарк. Он описал пути эволюционного процесса (градацию и адаптацию), его результаты, указал на связь организмов с окружающей средой, но не смог правильно объяснить причины и движущие силы эволюции. Создателем эволюционной теории, которая стала фундаментом для развития современной биологии, является Ч. Дарвин. Согласно его учению предпосылкой эволюции является наследственная изменчивость, движущими силами — борьба за существование и естественный отбор, результатами — приспособленность организмов к условиям среды и многообразие видов. Результатом синтеза теории Дарвина с генетикой, экологией и другими науками стало создание в XX в. синтетической теории эволюции.



1. Охарактеризуйте основные идеи учения Ж.-Б. Ламарка. В чем, на ваш взгляд, заключается достоинство эволюционной концепции Ламарка и каковы ее недостатки?
2. Сформулируйте основные положения эволюционной теории Ч. Дарвина.
3. Какую форму изменчивости Дарвин считал предпосылкой эволюции? Почему?
4. Что, согласно учению Дарвина, представляет собой борьба за существование? Естественный отбор? Докажите, что естественный отбор является следствием борьбы за существование. Почему Дарвин считал эти два фактора движущими силами эволюции?
5. Что такое дивергенция? Чем с позиций эволюционной теории Дарвина объясняется многообразие видов в природе?
6. Чем был обусловлен кризис классического дарвинизма в начале XX столетия? Почему теорию эволюции, разработанную в XX в., называют синтетической?
- 7*. Попытайтесь объяснить факты наличия хобота у слона и отсутствия конечностей у змей с позиций учения: а) Ж.-Б. Ламарка; б) Ч. Дарвина.

§ 45. Основные положения синтетической теории эволюции. Популяция — элементарная единица эволюции. Предпосылки эволюции

Основные положения синтетической теории эволюции (СТЭ) можно представить следующим образом.

1. Вид представляет собой целостную *генетически закрытую* систему. Он состоит из **популяций** — *генетически открытых* систем, между которыми вследствие миграции особей происходит обмен генами.
2. *Элементарной единицей* эволюции является **популяция**.
3. *Элементарные эволюционные факторы* (**мутационная и комбинативная изменчивость, поток и дрейф генов, популяционные волны, изоляция**) — это *предпосылки* эволюции.

4. Главная *движущая сила* эволюции — **естественный отбор**, протекающий на основе **борьбы за существование**.

5. Под действием естественного отбора происходит формирование **адапаций** и **образование видов**. Это основные *результаты* эволюции.

6. Видообразование осуществляется длительно и постепенно, через ряд *промежуточных форм* — рас и подвидов.

Популяция — *элементарная единица эволюции*. Из курса биологии 10-го класса вы знаете, что особи любого вида по ряду причин не распределяются в пределах ареала равномерно, а образуют более или менее обособленные друг от друга группы — популяции. С позиций СТЭ именно **популяция** представляет собой *элементарную единицу* эволюционного процесса. Эволюционные изменения обусловлены передачей наследственных признаков в ряду поколений. Поэтому *особь* не может рассматриваться как единица эволюции: она смертна и ее генотип в течение жизни сохраняется практически неизменным. Роль отдельного организма в эволюционном процессе заключается в передаче генов своему потомству, и если этого не происходит, особь не имеет значения для эволюции.

Эволюционные изменения возможны лишь в длительно существующих группах организмов, и наименьшей из таких групп является популяция. Каждая популяция занимает тот или иной участок ареала с определенными условиями среды и способна к существованию в течение продолжительного времени. Благодаря наследственной изменчивости особи в популяции различаются по генотипам, т. е. популяция является генетически разнородной структурой. Совокупность генотипов всех особей популяции называется ее **генофондом**. В популяции идет борьба за существование, действует естественный отбор. Вследствие этого в каждом поколении выживают и оставляют потомство преимущественно те особи, которые обладают наследственными изменениями, полезными в данных условиях окружающей среды. Эти условия непостоянны, с течением времени они изменяются. Вслед за ними под действием естественного отбора направленно изменяется генофонд популяции. Направленное изменение генофонда популяции в ряду поколений называют **элементарным эволюционным явлением**.

Разные популяции одного вида, даже существующие по соседству, занимают различные участки ареала. Следовательно, условия среды не могут быть для них совершенно одинаковыми. Поэтому каждая популяция обладает уникальным генофондом и эволюционирует в особом направлении, независимо от других популяций того же вида. Иными словами, любая популяция имеет свою собственную эволюционную судьбу. *Вид* же представляет собой совокупность популяций. Поэтому он не эволюционирует как единое целое и не может считаться элементарной единицей эволюции.

Элементарные эволюционные факторы — предпосылки эволюции. Как уже отмечалось, согласно СТЭ *предпосылками* эволюции являются так называемые *элементарные эволюционные факторы*. К ним относятся мутационная и комбинативная изменчивость, поток генов, популяционные волны, дрейф генов и изоляция. Эволюционная роль этих факторов неодинакова. Все факторы, за исключением изоляции, изменяют частоту встречаемости генов и генотипов в популяциях, обуславливают генотипическое разнообразие особей, поставляя тем самым материал для естественного отбора. Изоляция сама по себе не приводит к изменению генофонда популяций. Препятствуя свободному скрещиванию особей, она закрепляет генетические различия между изолированными популяциями или их частями. Тем самым изоляция способствует расхождению признаков (дивергенции) в пределах вида и последующему видообразованию.

Рассмотрим подробнее роль каждого элементарного эволюционного фактора. **Мутационная изменчивость** является основным поставщиком генетического разнообразия особей в популяциях. Вам известно, что генные мутации возникают у организмов гораздо чаще, чем хромосомные или геномные. Генные мутации представляют собой неиссякаемый источник новых форм аллельных генов. Как следствие, популяции насыщены самыми разнообразными мутантными генами. При этом *доминантные* мутации сразу же проявляются в фенотипе особей и, следовательно, попадают под действие естественного отбора. *Рецессивные* мутации, напротив, могут долгое время не проявляться в популяциях, пребывая в гетерозиготном состоянии. Образно говоря, популяция способна как губка впитывать рецессивные мутации, оставаясь в течение определенного времени фенотипически однородной. Только после накопления этих мутаций в значительном количестве в популяции появляются рецессивные гомозиготные особи, которые начинают подвергаться действию естественного отбора. Таким образом, рецессивные мутации служат *скрытым резервом наследственной изменчивости*.

Мутационная изменчивость носит ненаправленный характер, делая особи той или иной популяции неравнозначными в борьбе за существование. Так, мутация, которая повышает приспособленность организма к данным условиям среды, будет поддерживаться естественным отбором. В результате преимущественного выживания и размножения особей с такими полезными мутациями частота их встречаемости из поколения в поколение возрастает. Если же вновь возникшая мутация приводит к снижению жизнеспособности или плодовитости своих обладателей, ее частота в ряду поколений будет неуклонно снижаться вплоть до полного исчезновения этой мутации из популяции.

Комбинативная изменчивость выражается в появлении у живых организмов разнообразного потомства вследствие возникновения у каждой новой особи уникального сочетания родительских генов. Таким образом, комбинативная изменчивость, как и мутационная, служит важным источником генотипического и фенотипического разнообразия особей в популяциях, предоставляя обширный материал для действия естественного отбора. Что же касается *модификационной изменчивости*, то, проявляясь в ходе индивидуального развития живых организмов, она способствует их приспособлению к меняющимся условиям среды. Следовательно, данная форма изменчивости увеличивает шансы особей на выживание и размножение и тем самым вносит определенный вклад в эволюционный процесс. Однако модификационная изменчивость не изменяет генофонд популяций и не наследуется. Поэтому она не может рассматриваться как предпосылка эволюции.

Перенос генов, который осуществляется в результате миграции особей (перемещения семян, пыльцы и т. п.) из одной популяции в другую, называют **потоком генов**. Благодаря потоку генов происходит обновление генофонда популяций, изменение в них частот встречаемости тех или иных аллелей. Так, вселение в популяцию новых особей может обогатить генофонд этой популяции новыми генами. Кроме того, изменяется соотношение между аллелями, присутствовавшими в популяции ранее. Выселение особей из популяции также сопровождается изменением ее генофонда. Генетическое разнообразие популяции при этом снижается.

Как вам известно из курса биологии 10-го класса, численность популяций подвержена колебаниям. Под действием различных факторов количество особей в популяциях то возрастает, то, наоборот, уменьшается. Такие колебания численности, имеющие более или менее выраженный регулярный характер, называются **популяционными волнами** или **волнами жизни**. Их эволюционная роль заключается прежде всего в случайном и зачастую резком изменении частот встречаемости аллелей в популяциях.

В период снижения численности некоторые гены, а значит и генотипы, случайно и независимо от своей эволюционной ценности (степени полезности в данных условиях среды) могут полностью исчезнуть из генофонда популяции. Другие аллели таким же случайным образом сохраняются. Размножение особей, обладающих этими аллелями, может в дальнейшем привести к значительному увеличению их частоты в популяции. Например, весной численность популяций многих насекомых во много раз меньше, чем осенью (большинство особей погибает в зимний период). Случайное выживание и последующее размножение особей, имеющих редкие гены, могут повлечь за собой возрастание частот таких генов в популяции в тысячи раз.



Случайное ненаправленное (не зависящее от естественного отбора) изменение частот аллелей в генофонде популяций носит название **дрейф генов**. Причиной дрейфа генов могут быть стихийные бедствия (наводнения, пожары, оползни и т. п.) и любые другие случайные события, например отстрел охотниками части популяции какого-либо промыслового вида животных. Дрейф генов особенно сильно влияет на генофонд малочисленных популяций. В таких популяциях воздействие различных случайных факторов часто приводит к резкому увеличению частоты встречаемости одних генов и снижению других, вплоть до полного исчезновения из генофонда. Последствия действия дрейфа генов на популяции, особенно небольшие, непредсказуемы. Он может как повысить приспособленность особей к условиям окружающей среды, так и привести популяцию к гибели.

Изоляция — фактор, который затрудняет или делает невозможным свободное скрещивание особей, тем самым препятствуя обмену генами между популяциями или их частями. Различают географическую и биологическую изоляцию (рис. 107).

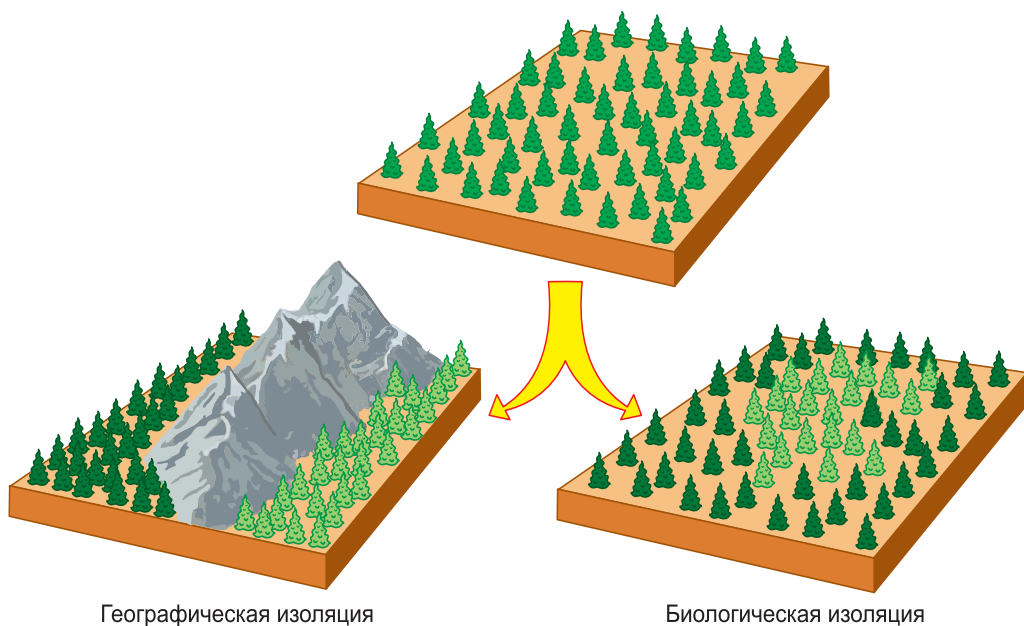


Рис. 107. Схема действия географической и биологической изоляции

Географическая изоляция обусловлена наличием каких-либо пространственных барьеров (горных хребтов, пустынь, проливов, рек и т. д.), препятствующих встрече особей того или иного вида. Возникновение таких преград может быть вызвано абиотическими факторами (горообразование, действие ледника и др.), деятельностью человека (например, создание водохранилища) или связано с миграциями особей на большие расстояния и расширением ареала вида.

Биологическая изоляция не препятствует встрече особей. При этой форме изоляции особи не скрещиваются (либо скрещиваются, но не дают полноценное потомство) из-за существования между ними определенных различий. В зависимости от природы таких различий выделяют несколько видов биологической изоляции: этологическую, экологическую, морфофизиологическую, генетическую.

При *этологической изоляции*, которая может наблюдаться только у животных, особи не скрещиваются из-за различий в поведении, прежде всего — в брачных ритуалах. *Экологическая изоляция* может быть обусловлена тем, что особи одного вида, живущие на общей территории, предпочитают заселять различные ее участки постоянно или мигрировать в разные местообитания только на период размножения. Например, мухи пестрокрылки, обитающие на яблоне, не скрещиваются с особями своего вида, предпочитающими жить и питаться на вишне. Другой причиной экологической изоляции может быть несовпадение сроков размножения. Так, некоторые виды лососевых рыб нерестятся не каждый год, а раз в два года. Поэтому рыбы, которые размножаются в четные годы, не могут скрещиваться с представителями своего вида, приходящими в те же самые нерестилища по нечетным годам. *Морфофизиологическая изоляция* связана с существенными отличиями в размерах тела особей или несоответствиями в строении и функционировании их половых органов. *Генетическая изоляция* обусловлена различиями в структуре или количестве хромосом. Результатом этого может быть несовместимость гамет (особи спариваются, но оплодотворение не происходит), гибель эмбрионов, появление бесплодного потомства либо потомства с пониженной жизнеспособностью.

Как уже отмечалось, популяции того или иного вида приспосабливаются к условиям окружающей среды независимо друг от друга. В каждой из них под действием естественного отбора возникает свое особое направление эволюционного процесса. Изоляция препятствует обмену генами между популяциями или их частями, что способствует закреплению генетических различий между ними. Таким образом, изоляция создает условия для дивергенции (см. рис. 107) и, как следствие этого, для *видообразования*.



Согласно синтетической теории (СТЭ) эволюции элементарной единицей эволюционного процесса является популяция. Предпосылки эволюции — это мутационная и комбинативная изменчивость, поток и дрейф генов, популяционные волны и изоляция. Все факторы, за исключением изоляции, обуславливают изменение генофонда популяции, служат поставщиками эволюционного материала для естественного отбора. Изоляция закрепляет генетические различия между популяциями, способствуя дивергенции в пределах вида и последующему видообразованию.



1. Сформулируйте основные положения синтетической теории эволюции.
2. Почему элементарной единицей эволюции является не особь, не вид, а именно популяция?
3. В чем заключается эволюционная роль комбинативной изменчивости? Мутационной? Почему рецессивные мутации называют «скрытым резервом изменчивости»? По какой причине модификационную изменчивость не относят к предпосылкам эволюции?
4. Что такое поток генов? Чем он обусловлен? Почему поток генов является элементарным эволюционным фактором?
5. Охарактеризуйте эволюционное значение популяционных волн.
6. Что представляет собой дрейф генов? Что может являться его причиной? Почему действие дрейфа генов в малочисленных популяциях выражено сильнее, чем в популяциях с высокой численностью особей?
7. Что такое изоляция? Какие формы изоляции выделяют? Чем они обусловлены?
- 8*. Объясните выражение: «Мутационная и комбинативная изменчивость, популяционные волны, поток и дрейф генов создают материал для естественного отбора, а изоляция закрепляет результат его действия».

§ 46. Движущие силы эволюции

Действие элементарных эволюционных факторов, рассмотренных в предыдущем параграфе, носит случайный, ненаправленный характер (т. е. оно не направлено на повышение приспособленности особей к условиям окружающей среды). Вместе с тем эволюция — процесс закономерный, приводящий к возникновению у живых организмов адаптаций, образованию новых, более совершенных видов и надвидовых систематических групп. Главной силой, направляющей эволюционный процесс, является **естественный отбор**, который, как вы знаете, протекает на основе **борьбы за существование**. Два этих фактора представляют собой *движущие силы эволюции*.

Борьба за существование, согласно учению Ч. Дарвина, обусловлена размножением особей в геометрической прогрессии. Она возникает из-за дефицита пищи, территории, света и других факторов, необходимых живым организмам, и может выражаться как в прямом «столкновении» особей, так и в их «соревновании» за общие ресурсы. Однако отношения организмов в природе не сводятся лишь к взаимному или одностороннему нанесению урона. Существуют взаимодействия, полезные для особей одного вида, но нейтральные для другого, а также взаимовыгодные и др. Вспомните различные типы биотических отношений, изученные в курсе биологии 10-го класса. Согласно современным представлениям об эволюции **борьба за существование** включает *любые отношения организмов между собой и с факторами неживой природы*. Таким образом, с позиций СТЭ борьба за существование рассматривается в более широком смысле, чем это делал Дарвин. Различают две основные формы борьбы за существование: прямую и косвенную.

Прямая борьба сопровождается более или менее выраженным физическим контактом особей. Она может происходить между особями одного или разных видов (рис. 108). Так, проявлениями прямой внутривидовой борьбы являются схватка волков за добычу, сражение самцов за самку в брачный период, выкармливание детенышей и т. д. Примерами прямой межвидовой борьбы могут служить: выбрасывание птенцом кукушки других птенцов из гнезда приемных родителей, взаимоотношения между паразитами и их хозяевами, хищниками и жертвами, растениями и животными, которые их опыляют или распространяют плоды и семена.



Рис. 108. Прямая борьба за существование: а — внутривидовая; б — межвидовая

Косвенная борьба происходит без непосредственного контакта особей. Она также может быть внутривидовой (конкуренция между соснами в густом сосновом лесу, самцами певчих птиц одного вида в период гнездования) и межвидовой (между культурными и сорными растениями на поле, озерной и прудовой лягушками, живущими в одном водоеме). Кроме того, она может выражаться в виде борьбы с неблагоприятными абиотическими факторами. Так, в период засухи одни растения погибают, а другие выживают. То же самое можно сказать о животных, например, в условиях суровой зимы.

Естественный отбор и его формы. В результате борьбы за существование выживают и оставляют потомство преимущественно те особи, фенотипы которых наилучшим образом соответствуют условиям окружающей среды. Следовательно, отбор идет по фенотипам. Вместе с полезными в данных условиях (адаптивными) фенотипами отбираются и обуславливающие их генотипы. Фенотипы и генотипы, которые не способствуют адаптации к условиям среды, под действием естественного отбора, наоборот, устраняются из популяций. Таким образом, согласно СТЭ, **естественный отбор** представляет собой *процесс избирательного сохранения и воспроизведения адаптивных генотипов и фенотипов в популяциях*.

В зависимости от условий внешней среды отбор может действовать в разных направлениях и приводить к различным эволюционным результатам. Выделяют несколько форм естественного отбора, основными из которых являются стабилизирующий и движущий.

Стабилизирующий отбор происходит в более или менее постоянных условиях среды. Эта форма естественного отбора направлена против крайних вариантов изменчивости и благоприятствует сохранению в популяции средних значений тех или иных признаков (рис. 109). Под действием стабилизирующего отбора уничтожаются особи, признаки которых наиболее отклоняются от ранее установившейся нормы, оптимальной для данных условий. Организмы с признаками, значение которых близко к среднему, типичному для популяции, наоборот, выживают и оставляют потомство. Таким

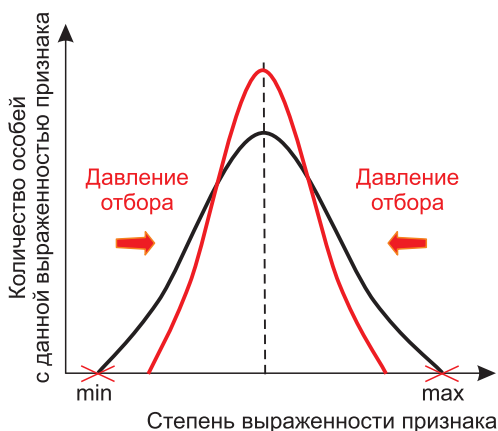


Рис. 109. Схема действия стабилизирующего отбора

образом, стабилизирующий отбор приводит к сужению нормы реакции признаков и поддерживает фенотипическую стабильность популяции из поколения в поколение.

Так, при условии относительной стабильности внешних факторов в популяциях млекопитающих выживают, главным образом, новорожденные со средней массой тела. Детеныши с низкой массой менее жизнеспособны, а крупных труднее воспроизвести на свет и сложнее выкормить. Покровительственная окраска животных, обитающих в сравнительно постоянных условиях среды, также поддерживается стабилизирующим отбором, поскольку любое изменение такой окраски ведет к снижению эффективности маскировки. Благодаря стабилизирующему отбору, например, у насекомоопыляемых растений из поколения в поколение сохраняются форма и размер цветков, оптимально соответствующие опылителям.

Движущий отбор вступает в действие, когда условия окружающей среды начинают меняться в определенном направлении. Такая форма естественного отбора благоприятствует одному из крайних значений признака (тому, которое более соответствует изменившимся условиям) и направлена против другого крайнего значения (рис. 110). Пока популяция приспосабливается к новым условиям, движущий отбор смещает в определенную сторону как среднее значение признака, так и всю его норму реакции. В зависимости от направления изменения условий среды сдвиг нормы реакции может происходить как в сторону большей выраженности (усиления) данного признака, так и, наоборот, в сторону ослабления. Следовательно, движущий отбор приводит к формированию новой нормы реакции признаков и закреплению в популяциях новых фенотипов (вместе с соответствующими генотипами). Именно эту форму отбора Ч. Дарвин рассматривал в качестве важнейшего фактора, приводящего к образованию новых видов. Когда среднее значение признака достигает оптимального соответствия изменившимся условиям среды, данный признак переходит под контроль стабилизирующего отбора.

Под действием движущего отбора развивается, например, устойчивость бактерий к антибиотикам, а животных-вредителей сельского хозяйства — к ядохимикатам (т. к. в каждом поколении выживают и размножаются формы,

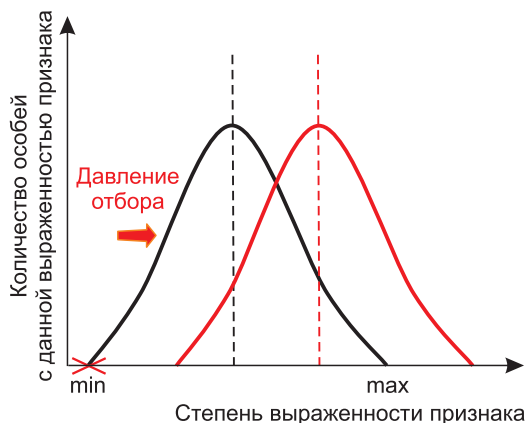


Рис. 110. Схема действия движущего отбора

наименее восприимчивые к данным веществам). Благодаря этой форме отбора в ходе эволюции у паразитов совершенствуются приспособления к паразитизму, а у хищников — к поимке своих жертв. В то же время у хозяев паразитов и у жертв хищников развиваются соответствующие механизмы защиты. Движущая форма отбора может приводить как к формированию новых признаков, так и к ослаблению и исчезновению имевшихся ранее, но утративших свою адаптивную роль. Так, например, у некоторых видов насекомых и птиц в процессе эволюции подверглись редукции крылья, а у ряда пещерных и почвенных животных — органы зрения.



Борьба за существование и естественный отбор — движущие силы эволюции. Выделяют прямую и косвенную борьбу за существование. Согласно СТЭ естественный отбор — это процесс избирательного сохранения и воспроизведения адаптивных генотипов и фенотипов в популяциях. Основными формами естественного отбора являются стабилизирующий и движущий.



1. Укажите движущие силы эволюции.

Популяционные волны, естественный отбор, дрейф генов, комбинативная изменчивость, изоляция, поток генов, борьба за существование, мутационная изменчивость.

2. Чем современные представления о борьбе за существование отличаются от представлений Ч. Дарвина?

3. В чем заключается отличие прямой борьбы за существование от косвенной? Приведите примеры прямой и косвенной борьбы.

4. Что, согласно СТЭ, представляет собой естественный отбор? Почему говорят, что естественный отбор действует не на отдельные гены и признаки, а на генотипы и фенотипы в целом?

5. Охарактеризуйте основные формы естественного отбора, приведите соответствующие примеры.

6*. Как вы можете объяснить выражение: «Естественный отбор является творческой силой эволюционного процесса»?

§ 47. Результаты эволюции

Адаптации и их относительный характер. Как уже отмечалось, под действием естественного отбора в популяциях избирательно сохраняются и воспроизводятся генотипы и фенотипы, обуславливающие приспособленность организмов к условиям, в которых они живут. Поэтому закономерным *результатом* эволюционного процесса является возникновение **адаптаций** — приспособлений, способствующих выживанию и размножению организмов в их среде обитания. Среди них можно выделить морфологические, физиологические, этологические и др.



Рис. 111. Покровительственная окраска кузнечика и тигра

Особенности внешнего строения живых организмов, обуславливающие их приспособленность к факторам среды, называют *морфологическими адаптациями*. Примерами могут служить различные приспособления, обеспечивающие передвижение и распространение организмов (плавники, крылья, обтекаемая форма тела, выросты на поверхности плодов и семян, способствующие их переносу ветром), добывание пищи (щупальца кишечнорастных и головоногих моллюсков, клювы различной формы у птиц). Существуют морфологические адаптации, которые способствуют размножению (внешние различия самцов и самок — половой диморфизм, соответствие строения цветков их опылителям) или обеспечивают защиту. Так, защитными приспособлениями являются панцири членистоногих и черепах, раковины моллюсков, колючки растений, покровительственная (рис. 111) или предупреждающая окраска животных (рис. 112) и др.

Физиологические адаптации связаны с процессами жизнедеятельности (различные механизмы терморегуляции у теплокровных животных, эхолокация у дельфинов и летучих мышей, осенний листопад у многих растений и др.), *этологические* — с особенностями поведения (сооружение укрытий, например нор или гнезд, запасание корма на неблагоприятный период года, сезонные миграции, брачные ритуалы, насиживание яиц и т. д.).



Рис. 112. Предупреждающая окраска божьей коровки и шершня

Интересной формой адаптации является *мимикрия* — подражание организмов одного вида представителям другого вида, более защищенного. Мимикрия обычно проявляется в сходстве внешнего строения, но иногда и поведения. Так, некоторые виды неядовитых змей внешне очень похожи на ядовитых. Один из видов тараканов размерами, формой тела и окраской сходен с божьей коровкой, а некоторые цикады и сверчки по внешнему виду напоминают муравьев. Известны виды бабочек и мух, которые подражают пчелам, шмелям, осам или шершням. Сравните, например, безобидную бабочку-стекляницу (см. рис.) и ядовитого шершня.



Благодаря наличию разнообразных адаптаций живые организмы хорошо приспособлены к условиям среды обитания. Однако важно отметить, что любые приспособления, сколь бы совершенными они ни казались, являются *относительными*. Это означает, что все адаптации *полезны лишь в определенных условиях среды*. При изменении этих условий любая адаптация может оказаться бесполезной и даже вредной.

Например, зимняя белая окраска шерсти зайца-беляка помогает ему стать менее заметным для хищников на фоне снега, а в бесснежную зиму, наоборот, делает уязвимым. Панцирь наземных черепах служит им надежной защитой от многих врагов. Однако некоторые виды хищных птиц в процессе эволюции «научились» поднимать черепах в воздух и бросать о землю, раскалывая панцири. Непрерывный рост резцов у грызунов и зайцеобразных полезен только при питании твердой пищей. Если же кормить этих животных мягкими кормами, резцы перестают стачиваться и достигают таких размеров, что самостоятельное питание становится невозможным (рис. 113).



Рис. 113. Резцы кролика, лишенного возможности питания твердой пищей

Видообразование. Популяции того или иного вида существуют в неодинаковых условиях среды. В каждой из них по-разному проявляются мутационная и комбинативная изменчивость, популяционные волны и дрейф генов. Это ведет к тому, что под действием естественного отбора разные популяции эволюционируют в различных направлениях. Вместе с тем популяции являются *генетически открытыми* системами, т. к. в результате миграции особей между ними осуществляется поток генов. Пока этот поток существует, вид остается единым и целостным. Однако возникновение любой

формы изоляции (географической или биологической) приводит к разобщению популяций или их частей и усилению генетических различий между ними. Вследствие этого изолированные популяции постепенно становятся *расами*, а затем — *подвидами*. Со временем между подвидами могут возникать существенные различия в строении хромосом или даже в их количестве. Из-за этого особи утрачивают возможность давать жизнеспособное и плодовитое потомство даже в случае скрещивания друг с другом, т. е. при исчезновении прежней изоляции. Это означает, что произошло видообразование, и подвиды превратились в *генетически закрытые системы* — самостоятельные *виды*.

Таким образом, **видообразование** — это эволюционное превращение генетически открытых систем — популяций в генетически закрытые системы — новые виды. С позиций СТЭ совокупность эволюционных процессов, которые протекают в популяциях, сопровождаются изменением их генофонда и в конечном итоге могут привести к образованию новых видов, рассматривают как **микроэволюцию**. Следовательно, *образование видов является основным результатом микроэволюции*. Предпосылками видообразования, как и эволюции в целом, являются элементарные эволюционные факторы, движущими силами — борьба за существование и естественный отбор. По такому же принципу (под действием тех же предпосылок и движущих сил) на основе видов возникают надвидовые систематические группы — роды, семейства и т. д. Этот процесс называется **макроэволюцией**.

В зависимости от исходной формы изоляции, приведшей к разобщению популяций, различают два способа видообразования: аллопатрическое и симпатрическое.

Аллопатрическое (греч. *allos* — разный, *patris* — родина) *видообразование* осуществляется на основе географической изоляции, т. е. пространственного разобщения популяций. Следовательно, формирование из этих популяций рас и подвидов происходит на разных территориях. Поэтому когда аллопатрическое видообразование завершается, вновь образовавшиеся виды занимают разные ареалы.

Примером аллопатрического видообразования может служить возникновение родственных видов ландыша из одного исходного, произраставшего в лесах Евразии несколько миллионов лет назад. Вследствие изменения климата ареал этого вида был длительное время разделен ледниками на несколько частей, что и привело в итоге к формированию новых видов. Сходным образом, вследствие географической изоляции, в различных районах Северной Америки образовались три подвида пятнистой неясыти (птица семейства Совиные) и два подвида американской белки.

Симпатрическое (греч. *syn* — вместе, *patris* — родина) *видообразование* обусловлено биологической изоляцией (вспомните, какие ее виды вам известны). При таком способе видообразования возникновение новых рас и подвидов происходит на общей территории. Поэтому ареалы образующихся видов изначально перекрываются или полностью совпадают. Так, обитая в одних и тех же лесах, особи одних популяций черного дрозда предпочитают глухие участки, а других, наоборот, держатся ближе к окраинам леса. Это послужило причиной того, что в настоящее время вид черный дрозд распадается на два подвида. Из-за разливов Волги в пойменных лугах этой реки образовались по два вида житняка, щетинника и некоторых других злаков. У одних видов цветение и плодоношение происходит до разлива, у других — после него.



Формирование у живых организмов разнообразных адаптаций — один из результатов эволюции. Адаптации имеют относительный характер, т. е. являются полезными лишь в определенных условиях. Различают два уровня эволюционного процесса — микроэволюцию и макроэволюцию. Основным результатом микроэволюции является образование видов. Аллопатрическое видообразование обусловлено географической изоляцией, симпатрическое протекает на основе биологической изоляции.



1. Используя знания, полученные вами при изучении биологии в 6—10-м классах, приведите примеры, доказывающие приспособленность организмов к среде обитания.
2. Почему появление адаптаций у живых организмов является закономерным результатом эволюционного процесса? Какие типы адаптаций вам известны?
3. Докажите на примерах, что адаптации имеют относительный характер.
4. Почему популяции представляют собой генетически открытые системы, а виды — генетически закрытые?
5. Что такое микроэволюция и макроэволюция?
6. Какие способы видообразования вам известны? Чем они принципиально различаются?
- 7*. Какую роль в образовании новых видов играют мутационная и комбинативная изменчивость? Популяционные волны и дрейф генов? Изоляция? Борьба за существование и естественный отбор?
- 8*. В природе одни виды длительное время сохраняются в почти неизменном виде, а другие сравнительно быстро эволюционируют и дают начало новым видам. Как вы думаете, с чем это может быть связано?

§ 48. Основные доказательства эволюции

Современная наука обладает множеством данных, доказывающих эволюционное развитие живой природы. Они свидетельствуют о происхождении всех живых существ от общих предков, позволяют устанавливать ход *филогенеза* — исторического развития различных групп организмов, как ныне существующих, так и вымерших, выявлять степень их эволюционного родства. На сегодняшний день доказательства эволюции накоплены в рамках целого ряда биологических дисциплин. Рассмотрим важнейшие из этих доказательств.

Сравнительно-анатомические доказательства эволюции. Сравнительная анатомия занимается выявлением общих черт и различий в строении организмов. Высокая степень сходства исследуемых организмов указывает на общность их происхождения и близкое эволюционное родство. Например, передние конечности различных позвоночных животных устроены по единому плану (рис. 114). Они состоят из трех отделов: плеча, включающего плечевую кость, предплечья с локтевой и лучевой костями и кисти, в которой выделяют запястье, пясть и фаланги пальцев.

При этом у разных позвоночных животных передние конечности могут выполнять одинаковые или различные функции, выглядеть сходным

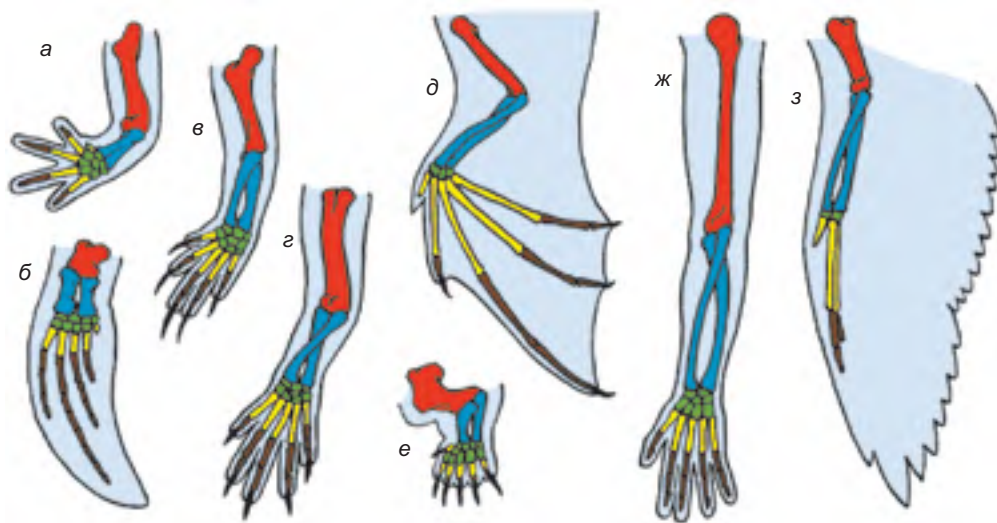


Рис. 114. Гомологичные органы — передние конечности позвоночных животных: а — лягушки; б — кита; в — ящерицы; г — крокодила; д — летучей мыши; е — крота; ж — человека; з — птицы

образом или в значительной степени отличаться по внешнему виду. Те или иные кости в их составе могут иметь разную форму и относительные размеры, срастаться или даже отсутствовать. Однако сходство строения передних конечностей позвоночных, обусловленное единством их происхождения, очевидно. Органы, которые независимо от выполняемых функций (они могут быть одинаковыми или разными) имеют единый план строения и *общее происхождение*, называются **гомологичными**. Следовательно, передние конечности позвоночных животных представляют собой гомологичные органы.

Примерами гомологичных органов могут служить ядовитые железы змей и слюнные железы других позвоночных. Жало пчелы гомологично яйцекладу кузнечика и некоторых других насекомых. Гомологичными по отношению друг к другу являются мясистый стебель кактуса и донце луковичи репчатого лука (это видоизмененные стебли), усики гороха и ловчие аппараты насекомоядного растения росянки (видоизмененные листья) и т. д.

Наличие гомологичных органов указывает на эволюционное родство организмов, их происхождение от общих предков. Различия между гомологичными органами, которые могут проявляться во внешнем виде и выполняемых функциях, свидетельствуют о дивергенции — эволюционном расхождении признаков у родственных организмов, приспособляющихся к разным условиям среды.

Аналогичными называют органы, имеющие внешнее сходство и выполняющие одинаковые функции, но *различные по происхождению*. Например, разное происхождение имеют крылья птиц (передние конечности) и насекомых (выросты хитинового покрова), корневые шишки георгина (видоизмененные корни) и клубни картофеля (видоизмененные побеги). Колючки барбариса по происхождению являются листьями, а шипы ежевики — выростами покровной ткани (рис. 115). Аналогичны друг другу копытные конечности крота и медведки, раковина виноградной улитки и панцирь черепахи (см. рис. 115).

Факты наличия аналогичных органов у разных организмов не свидетельствуют об их эволюционном родстве. Однако они указывают на то, что в ходе эволюции у различных групп организмов, живущих в сходных условиях среды и ведущих сходный образ жизни, под действием естественного отбора развивались похожие приспособления.

Рудименты — это органы, которые были хорошо развиты у предков тех или иных организмов, но в ходе эволюции утратили свое основное значение и сохранились у современных видов в зачаточном состоянии. Закладка таких органов происходит в эмбриональном периоде онтогенеза, однако полностью они не развиваются, оставаясь в течение всей жизни недоразвитыми.



Рис. 115. Примеры аналогичных органов у растений (колючки барбариса и шипы ежевики) и животных (раковина виноградной улитки и панцирь черепахи)

Так, рудиментами являются зачатки тазовых костей у китообразных и ряда змей, редуцированные глаза у некоторых обитателей пещер и почвы, например у крота, недоразвитые крылья у нелетающей птицы киви и жужжальца (вторая пара крыльев) у двукрылых насекомых. Более 90 рудиментов насчитывают у человека. Это копчик, аппендикс, третье веко, мышцы, поднимающие волосы, двигающие ушные раковины и т. д. Наличие рудиментарных органов указывает на родство современных видов с их эволюционными предками, у которых данные органы были хорошо развиты и в полной мере выполняли свойственные им функции. Постепенная редукция этих органов в ходе эволюции служит доказательством действия движущей формы естественного отбора.

Проявление у отдельных особей того или иного вида признака, свойственного отдаленным предкам, но утраченного этим видом в ходе эволюции, называют **атавизмом**. Атавизмы свидетельствуют о родственных связях ныне существующих видов с их предками и указывают на то, что

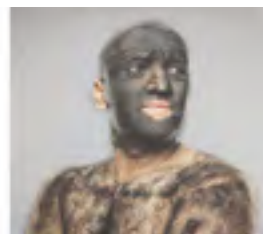
у современных организмов сохранились гены предков, контролирующие данные признаки. Однако в норме действие этих генов подавлено. Таким образом, атавизмы, в отличие от рудиментов, представляют собой отклонения от нормы. Примерами атавизмов могут служить: наличие добавочных пальцев на ногах у лошадей (рис. 116), развитых задних конечностей у дельфинов, «рыбьих» чешуй на отдельных участках кожи у современных земноводных. У человека атавизмами являются наличие хвоста, дополнительных сосков, густого волосяного покрова тела (см. рис. 116).



Двухпалость
у лошади



Дополнительные соски
у человека



Густой волосяной покров
тела у человека

Рис. 116. Примеры атавизмов

Палеонтологические доказательства эволюции. Палеонтология занимается изучением ископаемых остатков вымерших организмов, восстановлением их облика, выявлением сходства и различий древних и современных видов. Сопоставление палеонтологических находок, полученных из геологических пластов разных эпох, дает возможность проследить эволюцию органического мира во времени, установить связи вымерших форм с ныне существующими.

Важнейшими доказательствами эволюции, позволяющими выявить преемственность между различными систематическими группами организмов, являются **ископаемые переходные формы**. Так называются вымершие организмы, которые сочетали в себе признаки древних и исторически более молодых групп (рис. 117). Например, изучение *зверозубых ящеров* (одна из групп ископаемых рептилий), обладавших чертами сходства как с более примитивными рептилиями, так и со зверями, позволило прояснить ряд деталей, касающихся эволюционного перехода от пресмыкающихся к млекопитающим. Переходной формой от древних кистеперых рыб к современным земноводным являются вымершие амфибии *стегоцефалы*. Исследование ископаемых растений *риниофитов* дало возможность установить эволюционную связь между водорослями и споровыми растениями.



Зверозубый ящер



Стегоцефал



Риниофиты

Рис. 117. Ископаемые переходные формы

В некоторых случаях изучение палеонтологических находок позволяет связывать определенные ископаемые формы друг с другом и с современными видами в единые **филогенетические ряды**. Они представляют собой последовательности ископаемых форм, отражающие ход исторического развития (филогенеза) видов, существующих в настоящее время. Такие ряды построены для многих видов позвоночных и беспозвоночных животных. Одним из примеров может являться филогенетический ряд современной лошади (рис. 118), названия эволюционных предков которой приведены не для запоминания.



Рис. 118. Филогенетический ряд современной лошади
(показаны изменения внешнего вида и строения конечностей)

Эмбриологические доказательства эволюции. Убедительные доказательства исторического развития живой природы и существования эволюционных связей между различными группами организмов предоставляет эмбриология. Как вы уже знаете, эта наука изучает эмбриональное развитие организмов. Так, данные эмбриологии свидетельствуют о сходстве зародышевого развития животных. Все они в начале своего индивидуального развития проходят этап дробления зиготы, стадию однослойного

зародыша — бластулы, а затем двухслойной гастролы. У всех, за исключением губок и кишечнополостных, формируется третий зародышевый листок — мезодерма и т. д. Особенно четко прослеживается сходство развития зародышей в пределах отдельных типов и классов животных.

Впервые эту закономерность обнаружил российский эмбриолог К. Бэр в начале XIX в. Детально исследовав зародышевое развитие позвоночных животных, принадлежащих к разным классам, он выяснил, что **на ранних этапах онтогенеза зародыши различных организмов развиваются сходно и лишь на более поздних стадиях между ними появляются различия** (рис. 119). Это обобщение впоследствии было названо **законом зародышевого сходства**. Сходство развития эмбрионов различных животных, наблюдаемое на ранних стадиях, свидетельствует об общности их происхождения. Возникающие впоследствии отличия указывают на дивергенцию, которая осуществлялась в ходе эволюции и привела к появлению различных систематических групп.



Рис. 119. Развитие зародышей позвоночных животных (а, б, в — последовательные стадии)

Молекулярно-генетические доказательства эволюции. Живые организмы имеют удивительно сходный химический состав. У всех форм жизни, за исключением некоторых вирусов, хранителем наследственной информации является ДНК. Кодлируемые ею белки играют первостепен-

ную роль в осуществлении различных процессов жизнедеятельности. Поставщиком энергии для протекания этих процессов служит, главным образом, АТФ. Для синтеза биомолекул живые организмы используют преимущественно одни и те же структурные компоненты. Например, ДНК построена из четырех основных типов нуклеотидов, а белки — из 20 видов аминокислот.

Высокая степень сходства проявляется не только в строении биологических молекул, но и в их функционировании. Так, у живых организмов сходным образом протекают процессы энергетического обмена и реакции матричного синтеза. Реализация наследственной информации, зашифрованной с помощью универсального генетического кода, у всех организмов осуществляется благодаря транскрипции и трансляции, с участием мРНК, тРНК и рРНК. Эти и многие другие факты доказывают родство живых организмов и единство происхождения жизни на Земле.



На сегодняшний день наука обладает множеством данных, доказывающих историческое развитие органического мира. К сравнительно-анатомическим доказательствам эволюции относят наличие у живых организмов гомологичных и аналогичных органов, рудиментов и атавизмов. Палеонтологическими доказательствами являются ископаемые переходные формы и филогенетические ряды. Закон зародышевого сходства — важнейшее обобщение в области эмбриологии, доказывающее эволюцию живой природы. Общие черты живых организмов, связанные со сходством их химического состава, строения и функционирования биомолекул, процессов хранения и реализации генетической информации и т. д. рассматриваются как молекулярно-генетические доказательства эволюции.



1. Что представляют собой гомологичные органы? Аналогичные? Приведите примеры. О чем свидетельствует наличие у живых организмов гомологичных органов? Аналогичных?
2. Приведите примеры рудиментов и атавизмов у различных организмов. В чем заключаются принципиальные различия между рудиментами и атавизмами? Почему и те, и другие являются доказательствами эволюции?
3. Что изучает палеонтология? Какое научное значение имеет исследование ископаемых переходных форм? Что представляют собой филогенетические ряды?
4. Сформулируйте закон зародышевого сходства. Почему он считается одним из важнейших обобщений, доказывающих эволюцию органического мира?
5. Какие факты могут рассматриваться в качестве молекулярно-генетических доказательств эволюционного процесса?

6*. Как вы думаете, для чего в современной науке может использоваться метод сравнения аминокислотного состава определенных белков (гемоглобина, инсулина и т. п.) и нуклеотидных последовательностей соответствующих генов у разных видов живых организмов?

7*. У зародышей млекопитающих на ранних этапах развития формируются жаберные щели и жаберные мешки. Однако впоследствии они преобразуются не в жабры, а в такие структуры, как слуховые трубы, миндалины, вилочковую железу (тимус) и др. Попробуйте объяснить данные факты с точки зрения эволюционной теории.

§ 49. Прогресс и регресс в эволюции.

Пути достижения биологического прогресса.

Способы осуществления эволюционного процесса

Прогресс и регресс в эволюции. Как вы уже знаете, возникновение надвидовых систематических групп (родов, семейств и т. д.) в ходе исторического развития живой природы называют макроэволюцией.

Анализ макроэволюционных процессов показывает, что развитие органического мира происходило от низших форм жизни к высшим, т. е. от примитивных организмов к сложноорганизованным. Однако в современном мире наряду с организмами, имеющими высокий уровень организации, такими как млекопитающие, птицы, цветковые растения и др., широко распространены и сравнительно просто устроенные, например, бактерии и протисты. В то же время многие группы довольно высокоорганизованных организмов (зверозубые ящеры, динозавры, семенные папоротники, риниофиты и т. д.) исчезли с лица Земли. Это дает основание выделить два основных направления эволюционного процесса — биологический прогресс и биологический регресс.

Биологический прогресс — направление эволюции, которое сопровождается повышением приспособленности организмов той или иной группы к условиям окружающей среды. Результатом этого является увеличение численности особей видов, входящих в состав данной систематической группы, их расселение в новые местообитания, что ведет к расширению ареалов и способствует видообразованию. Со временем на основе образовавшихся видов возникают новые роды, семейства и т. д. Таким образом, биологический прогресс является следствием эволюционного успеха определенных групп организмов и ведет эти группы к процветанию.

Биологический регресс, наоборот, характеризуется снижением приспособленности организмов определенной систематической группы к среде обитания. Он проявляется в уменьшении численности особей, сокращении ареалов и даже полном исчезновении видов. Снижение биологического разнообразия в пределах той или иной систематической группы, которое

наблюдается при биологическом регрессе, нередко становится причиной вымирания данной группы организмов.

Важно отметить, что в современном мире биологический прогресс или регресс определяется не только способностью организмов адаптироваться к изменению абиотических и биотических факторов, но и антропогенным воздействием. Деятельность человека, связанная как с прямым истреблением организмов, так и с нарушением среды их обитания, стала причиной вымирания целого ряда видов. Многие виды, существующие в наше время, стали редкими или находятся под угрозой исчезновения. Вместе с тем человек является мощным фактором, обуславливающим биологический прогресс домашних животных, культурных растений и в то же время сорных растений, вредителей сельского хозяйства и др.

Следует отличать биологический прогресс и регресс от морфофизиологического прогресса и регресса. **Морфофизиологический прогресс** — это повышение уровня организации живых организмов в ходе эволюции, т. е. принципиальное усложнение их строения и процессов жизнедеятельности. Под **морфофизиологическим регрессом** понимают упрощение организации живых организмов. Такое явление наблюдается, главным образом, при их переходе к малоподвижному или сидячему (у животных) либо паразитическому образу жизни. Морфофизиологический прогресс не всегда ведет к биологическому: многие сложноорганизованные организмы в ходе эволюции вымерли или сейчас находятся на грани исчезновения. Нельзя говорить и о том, что морфофизиологический регресс связан с биологическим регрессом. Наоборот, многие виды и более крупные систематические группы, которые в ходе эволюции подверглись упрощению организации, на сегодняшний день являются процветающими.

Пути достижения биологического прогресса. В процессе эволюции биологический прогресс может достигаться тремя основными путями. Это арогенез, аллогенез и катагенез. Каждый из них обусловлен возникновением у живых организмов определенных адаптаций.

Арогенез — путь достижения биологического прогресса, связанный с формированием крупных, принципиально новых приспособлений, существенно повышающих уровень организации живых организмов. Иными словами, это путь эволюционного развития, при котором биологический прогресс достигается за счет морфофизиологического прогресса. Арогенез приводит к появлению крупных систематических групп — царств, отделов (типов), классов.

Адаптации, обуславливающие арогенез той или иной систематической группы, называются **ароморфозами**. Они не являются приспособлениями

к каким-либо конкретным факторам среды, а носят универсальный характер. Ароморфозы предоставляют живым организмам возможность использования разнообразных условий окружающей среды и в ряде случаев позволяют освоить новую для них среду жизни. Некоторые примеры арогенеза и соответствующих ароморфозов приведены в таблице 17.

Таблица 17. Примеры арогенеза и ароморфозов

Примеры арогенеза	Соответствующие ароморфозы
Возникновение плоских червей	Развитие третьего зародышевого листка (мезодермы); двусторонняя симметрия тела; формирование нервных узлов (ганглиев); наличие кожно-мускульного мешка и систем органов (пищеварительной, выделительной, половых) и др.
Возникновение млекопитающих	Развитая кора больших полушарий; четырехкамерное сердце; теплокровность; альвеолярные легкие; выкармливание детенышей молоком; дифференцированные зубы и др.
Возникновение покрытосеменных растений	Наличие цветка и плода; двойное оплодотворение; наличие сосудов в проводящей ткани и др.

Аллогенез — это путь эволюционного развития, при котором организмы приобретают частные адаптации, не изменяющие их общий уровень организации. Такие адаптации называются **алломорфозами** (рис. 120). В отличие от ароморфозов, связанных с глобальной перестройкой структуры и функционирования организма, алломорфозы представляют собой мелкие эволюционные изменения (табл. 18). Благодаря им живые организмы приспосабливаются к конкретным внешним условиям, занимая в своей среде обитания разнообразные экологические ниши. Путем аллогенеза в составе крупных систематических групп возникают более мелкие — новые виды, роды, семейства, порядки (отряды).



Рис. 120. Примеры алломорфозов: клювы различной формы у птиц

Таблица 18. Примеры аллогенеза и алломорфозов

Примеры аллогенеза	Соответствующие алломорфозы
Возникновение различных видов, родов, семейств и отрядов насекомых	Различная форма и степень развития крыльев; разные типы ходильных ног и ротовых аппаратов; различные варианты покровительственной и предупреждающей окраски и др.
Возникновение различных видов, родов, семейств и отрядов птиц	Различные типы клюва; разная степень развития шеи, ног и крыльев, разнообразная окраска оперения; разные формы брачного поведения и др.
Возникновение различных видов, родов и семейств покрытосеменных растений	Различная форма, окраска и строение цветков; разные типы соцветий; листья различной формы и размеров; разнообразные приспособления для распространения плодов и семян и др.

Катагенез представляет собой путь эволюции, при котором биологический прогресс организмов достигается за счет упрощения их организации (морфофизиологического регресса). Как уже отмечалось, снижение уровня организации характерно, прежде всего, для паразитических форм, малоподвижных или сидячих животных, т. е. для организмов, которые в ходе эволюции приспосабливались к более простому, по сравнению с предками, образу жизни, к более постоянным условиям среды. В таких условиях некоторые органы и функции организма, которые были необходимы предкам, утрачивают свое первоначальное биологическое значение и подвергаются редукции вплоть до полного исчезновения. Так, у сидячих форм редуцируются органы передвижения, у паразитических животных — органы чувств, упрощается строение и функционирование основных систем организма (за исключением половых), у растений-паразитов подвергаются редукции листья и др. Такие адаптации, связанные с упрощением строения и процессов жизнедеятельности организмов, называются **катаморфозами** (табл. 19). Несмотря на упрощение своей организации, организмы, идущие по пути катагенеза, становятся более приспособленными к условиям среды обитания, что и обуславливает их биологический прогресс.

Таблица 19. Примеры катагенеза и катаморфозов

Примеры катагенеза	Соответствующие катаморфозы
Переход двусторчатых моллюсков к малоподвижному донному образу жизни	Утрата головного отдела тела и некоторых ганглиев; упрощение строения пищеварительной системы, органов чувств и др.

Продолжение

Примеры катагенеза	Соответствующие катаморфозы
Переход ряда червей к паразитизму	Упрощение строения мускулатуры, нервной и выделительной систем; редукция органов чувств; утрата пищеварительной системы (у ленточных червей) и др.
Переход некоторых растений к паразитизму	Редукция вегетативных органов (листьев, корней) и др.



Способы осуществления эволюционного процесса. Основным способом осуществления эволюционного процесса является **дивергенция**. Вспомним, что так называют процесс эволюционного расхождения признаков у родственных организмов, обитающих в различных условиях. Еще Ч. Дарвин указывал на важное значение дивергенции для образования новых видов. Согласно СТЭ дивергенция осуществляется при наличии изоляции благодаря естественному отбору, действующему на изолированные группы организмов в разных направлениях. В ходе дивергенции определенные органы и структуры тела родственных организмов, имеющие единое происхождение и общий принцип строения, могут видоизменяться для выполнения различных функций. Следовательно, дивергенция приводит к формированию гомологичных органов.

В результате дивергенции родственные организмы приобретают определенные различия, обусловленные адаптацией к разным условиям среды. В то же время дивергирующие формы сохраняют и черты сходства, что объясняется их эволюционным родством (общностью происхождения).

Организмы, относящиеся к различным крупным систематическим группам, например типам или классам, но живущие в сходных условиях, в ходе эволюционного развития могут приобретать похожие черты. В этом случае говорят о таком способе осуществления эволюционного процесса как **конвергенция**.

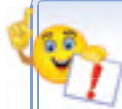
Конвергенция — независимое появление сходных признаков (схождение признаков) у неродственных организмов, обитающих в одинаковых или очень близких условиях среды. Так, похожий внешний вид имеют акула (класс Хрящевые рыбы) и дельфин — представитель класса Млекопитающие (рис. 121). Очевидно, что данное сходство вызвано приспособлением к жизни в водной среде. Сходство в строении копательных конечностей крота (млекопитающее) и медведки (насекомое) является следствием роющего образа жизни этих животных. Наличие крыльев у птиц и насекомых — результат освоения воздуха как среды для передвижения.



Рис. 121. Конвергентное сходство во внешнем виде акулы и дельфина

При этом органы, которые вследствие конвергенции начали выполнять одинаковые функции, имеют совершенно разное происхождение. Значит, конвергенция приводит к развитию аналогичных органов.

Таким образом, конвергентное сходство организмов объясняется их адаптацией к сходным экологическим условиям, а существование различий — разным происхождением.



Выделяют два главных направления эволюции — биологический прогресс и биологический регресс. Биологический прогресс характеризуется повышением приспособленности организмов к условиям среды, а регресс — снижением. Основными путями достижения биологического прогресса являются ароморфоз, алломорфоз и катарморфоз. Ароморфоз сопровождается повышением уровня организации живых организмов, т. е. морфофизиологическим прогрессом. Алломорфоз — путь формирования частных адаптаций, не изменяющих уровень организации. При катарморфозе наблюдается упрощение организации живых организмов, т. е. морфофизиологический регресс. Основной способ осуществления эволюционного процесса — дивергенция. Это расхождение признаков у родственных организмов, живущих в различных условиях. Еще одним способом является конвергенция — схождение признаков у неродственных организмов, обитающих в сходных условиях среды.



1. Что такое биологический прогресс? Биологический регресс? Какие признаки свидетельствуют о том, что эволюция той или иной систематической группы направлена на биологический прогресс? На биологический регресс?
2. Что представляет собой морфофизиологический прогресс и регресс? Назовите главные причины морфофизиологического регресса живых организмов.
3. Охарактеризуйте основные пути достижения биологического прогресса и соответствующие им адаптации. Приведите примеры ароморфозов, алломорфозов и катарморфозов.

4. Опишите известные вам способы осуществления эволюционного процесса, приведите примеры. Объясните, почему дивергенция приводит к формированию гомологичных органов, а конвергенция — аналогичных.

5*. Используя знания, полученные вами при изучении биологии, объясните, возникновение каких ароморфозов в ходе эволюционного развития живой природы обусловило освоение наземно-воздушной среды: а) растениями; б) беспозвоночными животными; в) позвоночными животными.

§ 50. Принципы систематики.

Современная биологическая система

В результате биологической эволюции на Земле возникло удивительное многообразие организмов. По оценкам ряда ученых, в настоящее время на планете обитают более 10 млн видов. К этому количеству следует добавить сотни миллионов видов, которые существовали в прошлом, но в ходе эволюции вымерли. Для изучения такого огромного разнообразия организмов очень важно их *классифицировать*, т. е. распределять по группам в соответствии с определенными признаками. Классификацией организмов, изучением их многообразия, происхождения и филогенетических (родственных) отношений занимается **систематика**.

Первую научную систему живой природы разработал шведский ученый Карл Линней в середине XVIII ст. Он классифицировал живые организмы на основании небольшого количества произвольно выбранных признаков. Так, например, птицы были разделены К. Линнеем на систематические группы в зависимости от формы клюва, а цветковые растения — на основании количества тычинок и пестиков. Линней был креационистом, поэтому его классификация не основывалась на анализе происхождения и родства организмов. Вместе с тем она оказалась самой удачной среди систем того времени. Система природы, разработанная К. Линнеем, была широко принята естествоиспытателями и стала основой для современной классификации организмов.

Основным сочинением К. Линнея, посвященным классификации живых организмов, был труд «Система природы». Первое издание этой книги было опубликовано в 1735 г. и содержало всего 11 страниц. А в двенадцатом издании (1766 — 1768 гг.), вышедшем под авторством К. Линнея последним, было уже около 2400 страниц. Оно содержало описание более 7500 видов растений и свыше 4000 видов животных.

Современная систематика для классификации организмов использует целый комплекс признаков. Учитываются, например, их внешнее и внутреннее строение, история эволюционного развития на основе палеонтологических данных, процессы жизнедеятельности и биохимические особенности (состав белков, запасные питательные вещества и др.), эмбриональное

развитие, особенности строения клеток, кариотип, распространение на планете. Это позволяет классифицировать организмы на основании их *эволюционного родства*, а не только сходства по тому или иному признаку.

Отдельные признаки неродственных организмов могут быть очень похожими в результате приспособления к одинаковым или близким условиям среды (вспомните, как называется способ осуществления эволюционного процесса, приводящий к появлению таких признаков). В то же время даже близкородственные виды могут заметно различаться. Поэтому очень важно, что в современной систематике организмы распределяют по группам с учетом их происхождения, исторического развития и родства.

Принципы систематики. В основе классификации организмов лежат два главных принципа: иерархичности (соподчиненности) и бинарной номенклатуры. Они были введены еще К. Линнеем и остаются актуальными по сей день.

Классифицируя организмы, ученые распределяют их по группам. Такие группы называются *систематическими (таксономическими) единицами* или *таксонами*. Принцип **иерархичности** заключается в том, что систематические единицы последовательно «подчиняются» друг другу, т. е. крупные таксоны делятся на более мелкие, те в свою очередь на еще более мелкие и т. д. Выделяют семь основных систематических единиц, наименьшей из которых является *вид*. Родственные виды объединяют в *роды*. Так, например, на территории нашей страны обитают три вида рода Жаба (рис. 122). Близкие роды объединяют в *семейства*, семейства — в *порядки*, порядки — в *классы*, классы — в *отделы*, а отделы — в *царства*. Важно отметить, что для классификации животных традиционно вместо таксона *порядок* используется *отряд*, а вместо *отдела* — *тип*. Любой организм независимо от того, существует он ныне либо существовал в прошлом, должен последовательно принадлежать ко всем семи основным систематическим единицам. Основные таксоны, использующиеся в систематике, и примеры классификации приведены в таблице 20 на странице 264.



Жаба серая



Жаба зеленая



Жаба камышовая

Рис. 122. Виды рода Жаба

Таблица 20. Основные таксоны и примеры классификации

Основные таксоны	Примеры классификации	
Царство	Царство Растения	Царство Животные
Отдел (для животных — тип)	Отдел Покрытосеменные	Тип Хордовые
Класс	Класс Двудольные	Класс Млекопитающие
Порядок (для животных — отряд)	Порядок Букоцветные	Отряд Хищные
Семейство	Семейство Березовые	Семейство Волчьи
Род	Род Береза	Род Лисица
Вид	Вид Береза повислая	Вид Лисица обыкновенная

Кроме основных таксонов, в современной систематике принято выделять и дополнительные. Чаще всего для этого используют приставки *над-* и *под-*, например подтип, надкласс, подкласс, надсемейство, подвид и т. д. Так, Лисица обыкновенная принадлежит к подтипу Позвоночные, подклассу Настоящие звери (Живородящие).

В соответствии с принципом **бинарной номенклатуры** каждому виду присваивается название на латинском языке, состоящее из двух слов. Первое слово — это *название рода*, к которому принадлежит данный вид, второе — *видовой эпитет*. Например, *Homo sapiens* (Человек разумный), *Trifolium pratense* (Клевер луговой). Ученые во всем мире используют названия организмов на латинском языке. Это позволяет избежать путаницы, обусловленной существованием местных вариантов общепринятых наименований. Так, растение *Ficus carica* только на русском языке имеет несколько широко распространенных названий: инжир, смоковница, фиговое дерево, фи́га.

Современная биологическая система является отражением исторического развития живой природы. Долгое время все организмы делили лишь на два царства — Животные и Растения. Основное различие между ними сводилось к типу питания и способности активно передвигаться. Однако по мере расширения знаний о природе подходы к классификации организмов изменялись и совершенствовались. Так, например, изучение

особенностей строения клеток и их химического состава показало, что клетки грибов имеют черты сходства как с растительными, так и с животными клетками. На основании этого грибы были выделены в отдельное царство.

Во второй половине XX в. была предложена биологическая система, согласно которой клеточные формы жизни делятся на пять царств: Бактерии, Протисты, Грибы, Растения и Животные. Эта система получила широкое распространение среди ученых, однако некоторые биологи выделяют большее количество царств. Следует отметить, что ни одна из биологических систем, существующих на сегодняшний день, не является совершенной. Накопление биологами новых данных способствует развитию систематики и совершенствованию классификации организмов.



Систематика занимается классификацией организмов, изучает их разнообразие, происхождение и филогенетические отношения. К. Линней разработал первую научную систему живой природы. Однако она не основывалась на анализе происхождения организмов и их родства. В современной систематике при классификации организмов учитывается их историческое развитие и родство. В основе систематики лежат принципы иерархичности и бинарной номенклатуры. В настоящее время широкое распространение получила биологическая система, согласно которой выделяют пять царств организмов, имеющих клеточное строение: Бактерии, Протисты, Грибы, Растения и Животные.



1. Выберите из представленных ниже таксонов те, которые используются для классификации животных, и расположите их в иерархическом порядке, начиная с наименьшего.
Род, семейство, тип, царство, отдел, отряд, вид, класс, порядок.
2. Чем занимается систематика? Кто является автором первой научной системы природы?
3. В чем заключается важнейшее различие между систематикой Линнея и современной систематикой? Чем оно обусловлено?
4. Охарактеризуйте основные принципы систематики.
5. Какие царства организмов принято выделять в современной биологической системе?
- 6*. Предложите свой вариант деления животных (или растений) на группы на основании одного произвольно взятого признака. Докажите, что данная классификация не отражает эволюционное родство организмов.

§ 51. Формирование представлений об эволюции человека. Место человека в зоологической системе

Вопрос о происхождении стал волновать человечество, вероятно, с тех далеких времен, когда люди только начали осмысливать окружающий мир, осознавать себя и свое место в нем. Процесс возникновения и эволюционного развития человека называется **антропогенезом**.

Формирование представлений об антропогенезе. Во многих древних племенах люди верили в свое происхождение от определенных животных, например крокодилов, медведей, летучих мышей или обезьян. Каждое племя почтительно относилось к своему «предку», его охраняли, ему поклонялись. В эпоху Античности некоторые философы также высказывали идеи природного происхождения человека. Однако далее в связи с установлением господства церкви в сознании большинства людей утвердились позиции креационизма: человека создал Бог по своему образу и подобию.

Создатель научной систематики К. Линней в середине XVIII в. включил человека в отряд Приматы. При этом он основывался лишь на сходстве людей с обезьянами и отрицал родство между ними. В начале XIX в. автор первого эволюционного учения Ж.-Б. Ламарк распространил свои взгляды об историческом развитии живой природы в том числе и на человека. Он высказал предположения о происхождении людей от обезьяноподобных предков, о родстве orangутана и человека.

Важную роль в создании учения об антропогенезе сыграл Ч. Дарвин. В 1871 г. была издана его книга «Происхождение человека и половой отбор». В этом труде Дарвин привел веские аргументы в пользу естественного происхождения людей. Он указал на значимость в эволюции человека таких биологических факторов, как наследственная изменчивость, борьба за существование и естественный отбор, обосновал их роль в процессе антропогенеза. На основании сравнительно-анатомических и эмбриологических данных, указывающих на удивительное сходство человека и человекообразных обезьян, Ч. Дарвин привел доказательства их родства и общности происхождения от древнего исходного предка.

После Дарвина учение об антропогенезе получило дальнейшее развитие. В Экваториальной Африке (предполагаемой родине человечества) и других регионах планеты проводились многочисленные раскопки. Это привело к открытию ископаемых остатков древних обезьян и людей. Были разработаны надежные методы определения их возраста, которые показали, что человечество возникло намного раньше, чем предполагалось до этого. Для

изучения эволюционного развития человека стали использоваться методы молекулярной биологии, генетики, биохимии и других наук. Находки предметов, сделанных древними людьми (орудий труда, посуды, скульптур и др.), дали возможность анализировать развитие культуры человека.

Место человека в зоологической системе. Положение Человека разумного как биологического вида в системе живой природы представлено в таблице 21.

Таблица 21. Место человека в зоологической системе

Таксон	Признаки, на основании которых вид Человек разумный относится к данному таксону
Царство Животные	Гетеротрофное питание; активное передвижение; резервный углевод — гликоген; отсутствие в клетках клеточной стенки и пластид; ограниченный рост и др.
Тип Хордовые	Двусторонняя симметрия тела; наличие у зародыша хорды, жаберных щелей, нервной трубки на спинной стороне тела и пищеварительной трубки на брюшной стороне тела; замкнутая кровеносная система и др.
Подтип Позвоночные	Имеются позвоночник, череп, головной и спинной мозг; есть сердце, расположенное на брюшной стороне тела, и др.
Класс Млекопитающие (Звери)	Выкармливание потомства молоком (наличие молочных желез); развитая кора больших полушарий с бороздами и извилинами; четырехкамерное сердце; теплокровность; альвеолярные легкие; есть диафрагма; кожа имеет волосной покров, содержит потовые и сальные железы; дифференцированные зубы; имеется ушная раковина; в среднем ухе три слуховые косточки и др.
Подкласс Настоящие звери (Живородящие)	Наличие матки (внутриутробное вынашивание); питание зародыша через плаценту и др.
Отряд Приматы	Верхние конечности пятипалые, хватательного типа, большой палец противопоставлен четырем остальным; наличие ногтей (а не когтей); хорошо развитые ключицы позволяют совершать разнообразные и сложные движения верхних конечностей; одна пара молочных желез; бинокулярное зрение и др.
Семейство Гоминиды Род Человек (<i>Homo</i>) Вид Человек разумный (<i>Homo sapiens</i>)	



Качественные отличия человека. Эволюционное родство людей и животных доказывают многие признаки, например сходство эмбрионального развития, строения тела, наличие рудиментов, появление атавизмов. Однако вид Человек разумный имеет ряд важных особенностей, которые отличают его от других млекопитающих, в том числе и от остальных человекообразных приматов (орангутана, гориллы, шимпанзе и др.). Эти отличия связаны, прежде всего, с прямохождением, развитием мышления и речи, трудовой деятельностью.

Прямохождение человека обусловило ряд особенностей в строении опорно-двигательного аппарата. Так, большое затылочное отверстие расположено у людей внизу черепа, в центре его основания, а не сзади, как у остальных млекопитающих (рис. 123). Это обеспечивает устойчивость черепа. Позвоночник у человека, по сравнению с другими млекопитающими, укорочен, что способствует поддержанию вертикального положения тела. Он имеет S-образную форму из-за наличия четырех изгибов (вспомните, как они называются). Изгибы позвоночника смягчают толчки и удары при движении, обеспечивают сохранение равновесия тела. У большинства млекопитающих позвоночник имеет форму дуги (рис. 124). Как вы знаете из курса биологии 9-го класса, у людей размеры позвонков последовательно увеличиваются от шейного отдела к крестцу в связи с возрастанием нагрузки на них. У прочих человекообразных приматов позвонки примерно одинаковы по размеру.

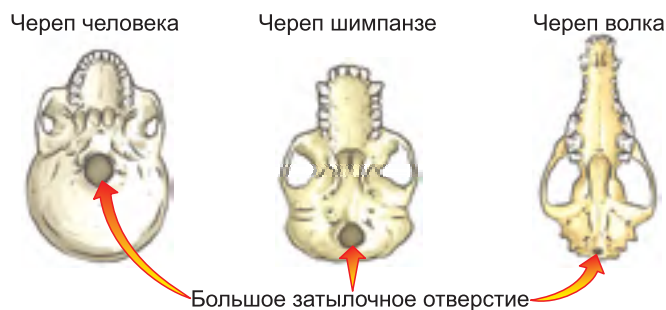


Рис. 123. Положение большого затылочного отверстия черепа (вид снизу)

В связи с прямохождением грудная клетка человека широкая и уплощенная, а у других млекопитающих она имеет вид конуса. Таз у людей расширен и имеет форму чаши, поддерживающей снизу внутренние органы. Таз у большинства млекопитающих узкий, вытянутый в длину (см. рис. 124). Нижние конечности человека длиннее верхних. Сильнее, чем у других приматов, развиты мышцы ног и спины, обеспечивающие поддержание вертикального по-

ложения тела. Стопа человека утратила хватательную функцию — большой палец не отведен в сторону, как у прочих приматов, а расположен параллельно остальным. Кроме того, стопа человека в ходе эволюции приобрела свод, обеспечивающий амортизацию при движении (см. рис. 124).

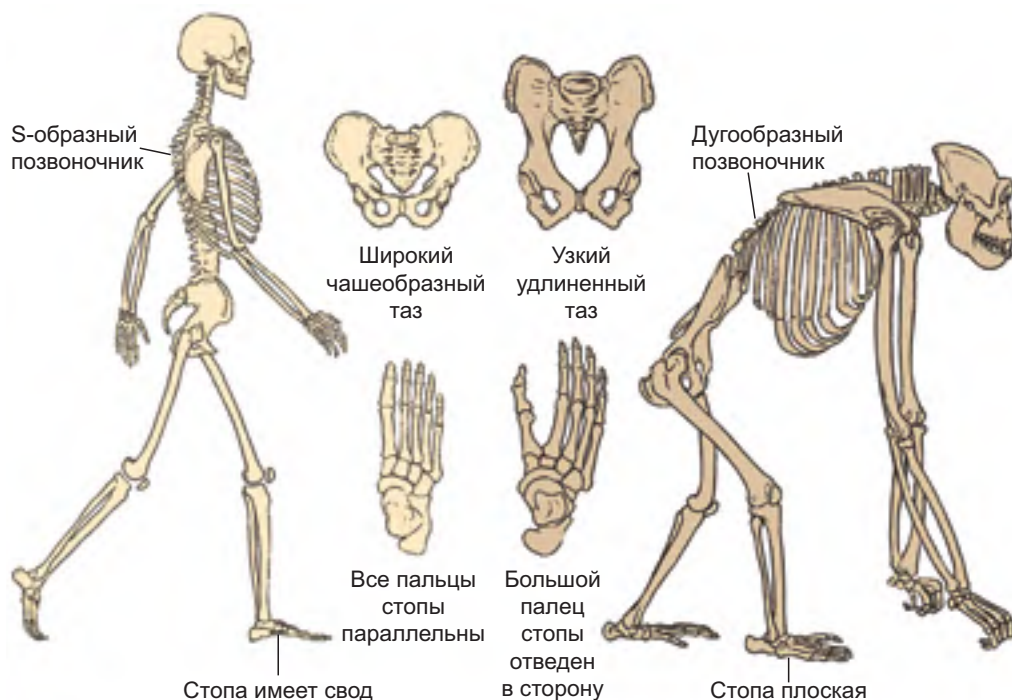


Рис. 124. Строение скелетов человека и гориллы

Параллельно с развитием **мышления** и **речи** увеличивался объем головного мозга человека. У современных людей он обычно составляет 1200 — 1600 см³, а у других приматов не превышает 600 см³. Головной мозг человека отличается высокой степенью развития коры больших полушарий, где сосредоточены центры речи, логического мышления, конструктивной деятельности и многие другие. Только для людей характерно наличие второй сигнальной системы, которая обеспечивает речь и абстрактное мышление. Слово позволяет обобщать накопленные факты и передавать информацию от одного человека к другому. Таким образом, благодаря речи человек использует в жизни не только свой личный опыт, но и опыт других людей.

В связи с увеличением объема головного мозга у человека мозговой отдел черепа преобладает над лицевым в соотношении 4 : 1. У большинства приматов это соотношение близко к 1 : 1, а у прочих млекопитающих существенно преобладает лицевой отдел.

Четкому и быстрому произношению звуков способствует то, что нижняя челюсть человека имеет форму подковы с подбородочным выступом. Это связано с развитием мускулатуры языка. Кроме того, у людей небольшие клыки, не выступающие за линию других зубов, зубной ряд ровный, без промежутков, сложно устроена гортань. У человекообразных обезьян нижняя челюсть имеет форму дуги, клыки крупные, выступающие вперед, гортань устроена сравнительно просто.

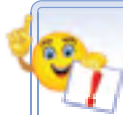
Верхние конечности человека утратили функцию опоры и используются для **трудовой деятельности**. В связи с этим рука человека по сравнению



Рис. 125. Руки человека и шимпанзе

с другими приматами отличается небольшим размером, но большей подвижностью (рис. 125). Длинные тонкие пальцы и наличие множества мелких мышц дают возможность манипулировать даже очень маленькими предметами. Высокая степень противопоставления большого пальца обеспечивает силу и точность захвата разных объектов.

Важнейшим качественным отличием человека от других животных также является способность к осознанному и целенаправленному изготовлению орудий труда.



Антропогенез — это процесс возникновения и эволюционного развития человека. Важную роль в создании учения об антропогенезе сыграл Ч. Дарвин. Он привел доказательства родства человека и обезьян, общности их происхождения от древнего исходного предка, обосновал роль в антропогенезе таких факторов, как наследственная изменчивость, борьба за существование и естественный отбор. Человек разумный занимает определенное положение в системе живой природы. Многочисленные признаки доказывают эволюционное родство людей и животных. Однако ряд особенностей отличает человека от остальных представителей царства Животные, в том числе и от других приматов. Эти различия связаны с прямохождением, развитием мышления и речи, трудовой деятельностью.



1. Какие взгляды о происхождении человека существовали в различные эпохи? Какой вклад в развитие представлений об антропогенезе внес Ж.-Б. Ламарк? Ч. Дарвин?

2. Охарактеризуйте положение вида Человек разумный в системе живой природы. Перечислите признаки, на основании которых Человек разумный относится к соответствующим таксонам.

3. Какие признаки доказывают эволюционное родство человека с другими приматами?

4. Назовите качественные отличия человека от других млекопитающих, связанные с прямохождением.

5. Какие особенности человека связаны с развитием мышления и речи? С трудовой деятельностью?

6*. Как вы думаете, какие положительные и отрицательные последствия для человека вызвал переход его эволюционных предков от передвижения с использованием четырех конечностей к прямохождению? Ответ обоснуйте.

§ 52. Этапы и направления эволюции человека

По оценкам ученых, первые приматы появились на Земле более 60 млн лет назад. Они вели древесный образ жизни. Благодаря естественному отбору у приматов поддерживались такие наследственные изменения, которые способствовали лазанью и прыганью по ветвям деревьев с помощью хватательных движений. Так, большие пальцы кистей и стоп стали противопоставляться остальным, развитие плечевого пояса с длинными ключицами обеспечило возможность совершать разнообразные движения передних конечностей. Развитие бинокулярного зрения способствовало точному определению расстояний при прыжках.

Считается, что ближайшими общими предками шимпанзе, горилл и человека были *дриопитеки* (от греч. *дриос* — дерево и *питекос* — обезьяна). Эти человекообразные обезьяны жили на деревьях, питались растительной пищей, обладали хорошо развитыми хватательными конечностями. Однако похолодание климата, приведшее к сокращению площади тропических лесов, вынудило дриопитеков перейти к освоению открытых пространств.

Предшественниками первых людей, вероятно, были **австралопитеки** (от лат. *australis* — южный), первые ископаемые останки которых были найдены в Южной Африке. Исследователи полагают, что австралопитеки появились более 5 млн лет назад. Они сочетали в себе признаки человека и обезьян (рис. 126). Рост австралопитеков составлял 100—150 см. Череп



Рис. 126.
Австралопитек



Рис. 127. Скелет нижних конечностей шимпанзе, австралопитека и современного человека

передние конечности, которые уже были похожи на человеческие. Ученые считают, что австралопитеки могли брать руками камни, палки или кости животных и использовать эти предметы для защиты от хищников и добывания пищи. Однако настоящих орудий труда они не изготавливали. Предпо-



Рис. 128. Человек умелый

австралопитеков был похож на череп шимпанзе, со сплошными надбровными дугами, сильно выступающими челюстями и крупными зубами. Объем головного мозга достигал 600 см^3 , как у современных горилл и шимпанзе. По сравнению с другими обезьянами волосяной покров тела австралопитеков был более редким. Строение таза и скелета свободных нижних конечностей австралопитеков свидетельствует о прямохождении (рис. 127), но ходили они медленно и неуклюже.

Австралопитеки жили, по-видимому, стадами на открытых пространствах, были всеядными, но основу их рациона составляла растительная пища. В связи с передвижением на двух ногах освободились

Древнейшие люди. По мнению многих исследователей, первым представителем рода Человек был **Человек умелый** (рис. 128), существовавший около 2,3 — 1,5 млн лет назад. Фрагменты скелета Человека умелого впервые были обнаружены в Центральной Африке. Рост первых людей не превышал 150 см. Череп Человека умелого во многом был сходен с черепом австралопитека. Однако в связи с возрастанием объема головного мозга до 800 см^3 мозговой отдел черепа увеличился, лоб стал более выпуклым. Кроме

того, в сравнении с австралопитеком череп стал легче, особенно лицевой отдел, уменьшился размер челюстей и зубов. Объясняется это, скорее всего, тем, что в рационе Человека умелого стало больше животной пищи. Для ее приготовления, вероятно, использовался огонь — такая пища легче усваивалась организмом, а для ее пережевывания не требовались мощные лицевые мышцы. Нижняя челюсть Человека умелого имела характерную кривизну, что указывает на возникновение зачатков речи, которая, по-видимому, представляла собой отдельные выкрики гласных звуков.

Стопа Человека умелого не имела выраженного свода, но большой палец уже был направлен параллельно остальным и не отводился в сторону. Это свидетельствует о прогрессивном развитии прямохождения.

Человек умелый был первым из наших предков, который стал регулярно и целенаправленно изготавливать орудия труда. Это были примитивные инструменты из расколотой гальки, с помощью которых можно было, например, обстругать и заострить деревянное копье или отрезать кусок мяса. В связи с трудовой деятельностью у Человека умелого были достаточно хорошо развиты руки, последние фаланги пальцев стали плоскими и широкими.

Следующая ступень эволюции древнейших людей — вид **Человек прямоходящий**. Впервые его окаменевшие кости были обнаружены на острове Ява (Индонезия). Ученые полагают, что данный вид возник примерно 1,5 млн лет назад, а около 500 тыс. лет назад начал вытесняться более прогрессивными потомками. Человек прямоходящий был крупнее своих предков, его рост достигал 170 см (рис. 129). Дальнейшее совершенствование прямохождения привело к прогрессивным изменениям скелета. Так, у Человека прямоходящего появились изгибы позвоночника — он приобрел S-образную форму, сформировался свод стопы. Объем головного мозга достиг 1000 см^3 , но череп сохранял черты примитивности, такие как низкий лоб, развитые надбровные дуги, массивная нижняя челюсть без подбородочного выступа.



Рис. 129. Человек прямоходящий



Рис. 130. Некоторые орудия труда Человека прямоходящего

Люди, относящиеся к виду Человек прямоходящий, так же как и их предки, вели стадный образ жизни. Они занимались собирательством и охотой, причем даже на таких крупных животных, как носороги и слоны. Орудия труда стали более совершенными и приобрели стандартную форму (рис. 130). Человек прямоходящий, как и Человек умелый, владел зачатками речи. Для обогрева, отпугивания хищников и приготовления пищи широко использовался огонь, хотя добывать его люди, вероятно, еще не умели. Они могли получать огонь, например, от лесных пожаров, а затем сохраняли и поддерживали его долгие годы. Палеонтологические находки свидетельствуют о том, что Человек прямоходящий широко расселился по Африке, Европе и Азии.

К *древним людям* относят **неандертальцев**, которые, по мнению многих ученых, были первыми представителями вида Человек разумный. Одна из первых находок фрагментов скелета неандертальцев была сделана в пещере, расположенной в долине реки Неандер (Германия), отсюда и произошло их название. Древние люди жили примерно от 300 до 35 тыс. лет назад на территории Европы и Азии. Рост неандертальцев составлял около 160 см, они обладали мощным скелетом и очень развитой мускулатурой. Это были сильные люди, адаптированные к большим физическим нагрузкам. Для них характерны сравнительно короткие конечности, развитая грудная клетка, широкие плечи (рис. 131). Вероятно, эти особенности неандертальцев сформировались под влиянием тяжелейших условий ледникового периода.



Рис. 131. Неандерталец

Объем головного мозга древних людей мог достигать 1700 см³, в коре больших полушарий развились центры логического мышления. Однако череп все еще был устроен примитивно. Об этом свидетельствуют такие признаки, как наличие надбровных дуг, отсутствие подбородочного выступа, низкий лоб.

Неандертальцы жили группами, селились в пещерах или строили примитивные хижины,

занимались охотой и собирательством. Одеждой древним людям служили шкуры убитых животных. Неандертальцы умели не только поддерживать, но и добывать огонь. Они изготавливали и использовали несколько десятков видов разнообразных орудий труда. Полагают, что речь неандертальцев, в отличие от древнейших людей, стала членораздельной. У древних людей возникли такие элементы культуры, как охотничья магия, погребальные обряды и уход за больными.

Ископаемыми людьми современного типа являются **кроманьонцы**. Это название происходит от французского грота Кро-Маньон, в котором были обнаружены их скелеты, орудия труда и украшения. По внешнему виду кроманьонцы почти не отличались от современного человека — их рост достигал 180 см, лоб был высоким и прямым (без надбровных дуг), появился подбородочный выступ. Считается, что первые люди современного типа появились в Африке более 100 тыс. лет назад. В дальнейшем их ареал значительно расширился, люди заселили все континенты, кроме Антарктиды.

Мозг кроманьонцев был сопоставим по объему с мозгом неандертальцев, однако увеличились размеры лобных долей больших полушарий. Кроманьонцы владели членораздельной речью. Совершеннее стали способы изготовления орудий труда, их ассортимент значительно расширился.

Люди современного типа жили родовыми общинами, освоили гончарное дело, земледелие и скотоводство (кроманьонцы первыми начали приручать животных). Они умели шить одежду и строить жилища из стволов деревьев, костей и шкур животных, каменных плит.

Важным событием в жизни людей было возникновение искусства. Кроманьонцы изготавливали украшения (ожерелья, кольца, браслеты и др.), делали рисунки людей и животных, статуэтки (рис. 132), примитивные



Рис. 132. Скульптуры «Венер», созданные кроманьонцами

музыкальные инструменты. Значительную роль в жизни кроманьонцев играли различные ритуалы и обряды. Так, например, при погребении умерших кроманьонцы клали в могилы копья, каменные ножи и многочисленные украшения.

Предполагается, что первые музыкальные инструменты появились около 40 тыс. лет назад. В пещерах Германии и Франции были найдены остатки древних флейт, сделанных кроманьонцами из костей птиц и млекопитающих. На стоянке Мезин (Украина) обнаружен целый ансамбль ударных музыкальных инструментов, созданных из костей мамонта.



Предшественниками людей были австралопитеки, которые жили на открытых пространствах Африки. Первым представителем рода Человек был Человек умелый. Он впервые стал целенаправленно изготавливать орудия труда, владел зачатками речи и, вероятно, использовал огонь. Следующей ступенью эволюции людей является Человек прямоходящий. Для него характерно формирование ряда адаптаций к прямохождению и использование более совершенных орудий труда. Первыми представителями вида Человек разумный считают неандертальцев. Они научились добывать огонь, совершали погребальные обряды, ухаживали за больными, владели членораздельной речью. Кроманьонцы (ископаемые люди современного типа) по внешнему виду почти не отличались от современного человека. Они освоили земледелие, скотоводство, гончарное дело и др. Важным событием стало зарождение у кроманьонцев искусства.



1. Расположите представленных ниже людей и их предшественников в порядке эволюционного возникновения.

Человек прямоходящий, кроманьонец, австралопитек, неандерталец, Человек умелый.

2. Назовите особенности дриопитеков и австралопитеков. В чем заключаются важнейшие отличия между ними?

3. Кого относят к древнейшим людям? Охарактеризуйте особенности их строения и образа жизни.

4. Какие особенности неандертальцев свидетельствуют о более высоком уровне их развития по сравнению с древнейшими людьми?

5*. Сравните неандертальцев и кроманьонцев, выявите черты сходства и различия между ними.

6*. Как вы думаете, на основании каких принципиальных отличий первым представителем рода Человек считают Человека умелого, а не австралопитека или Человека прямоходящего?

§ 53. Факторы эволюции человека. Человеческие расы. Эволюция человека на современном этапе

Биологические и социальные факторы антропогенеза. Как вы уже знаете, во второй половине XIX в. Ч. Дарвин научно обосновал роль таких **биологических факторов антропогенеза**, как *наследственная изменчивость, борьба за существование и естественный отбор*. По современным представлениям, к биологическим факторам эволюции человека также относят *популяционные волны, поток и дрейф генов, изоляцию*.

Похолодание климата, которое привело к вытеснению тропических лесов Африки степями и саваннами, вынудило наших предков осваивать открытые пространства. Переход предшественников человека от древесного образа жизни к наземному способствовал развитию прямохождения. Вертикальное положение тела позволяло получать больше информации. Преимущество в борьбе за существование было у тех особей, которые могли лучше ее анализировать. В связи с этим под действием естественного отбора происходило прогрессивное развитие головного мозга. Передние конечности освободились от функции передвижения. Они стали использоваться для осуществления манипуляций с различными предметами.

Наследственные изменения, связанные с совершенствованием прямохождения, головного мозга, рук, давали преимущества в борьбе за существование и сохранялись естественным отбором. Таким образом, под действием биологических факторов в ходе антропогенеза происходило формирование прежде всего морфологических и физиологических особенностей человека.

Однако объяснить эволюцию человека исключительно биологическими закономерностями невозможно. Человек занимает особое положение в природе, поскольку является одновременно как *биологическим*, так и *социальным* существом. Значение **социальных факторов антропогенеза** раскрыл Ф. Энгельс в работе «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека». К этим факторам относят *труд, речь, мышление и общественный образ жизни*.

Для успешного выживания, освоения новых мест обитания, поиска пищи и защиты от хищников предки человека объединялись в группы. Возникла необходимость общения для согласования действий членов таких групп. Вероятно, первой формой общения была жестикуляция. Но постепенно гортань и ротовой аппарат людей в результате наследственной изменчивости и естественного отбора преобразовывались — развивалась **речь**.

Освобождение рук от функции опоры позволило использовать их для изготовления орудий труда и **трудовой деятельности**. Применение

искусственно созданных орудий для охоты позволило человеку добавить в рацион пищу животного происхождения, более калорийную и содержащую больше белков, чем растительная. Благодаря труду человек стал не только лучше адаптироваться к среде обитания, но и постепенно изменять ее в нужном для себя направлении. С совершенствованием трудовой деятельности и речи связано развитие **мышления** и головного мозга. Вследствие естественного отбора у людей произошло значительное увеличение его объема и усложнение коры больших полушарий.

С развитием трудовой деятельности происходило укрепление социальных связей. Люди коллективно охотились, защищались от хищников и воспитывали детей. Стадный образ жизни, который был характерен для предшественников человека, благодаря развитию мышления, речи и совместному труду людей, стал **общественным образом жизни**.

Морфологические и физиологические особенности человека передаются по наследству. Однако очень важную роль в эволюции людей играет передача из поколения в поколение знаний, умений, традиций, которые не наследуются. Их преемственность осуществляется только в обществе благодаря обучению и воспитанию. Такой негенетический способ передачи информации стал возможным в результате развития речи, а впоследствии и письменности.



На начальных этапах антропогенеза ведущую роль играли биологические факторы, которые способствовали формированию морфофизиологических особенностей человека. Но постепенно их действие ослабевало, так как в результате трудовой деятельности уменьшилась зависимость людей от условий окружающей среды. Человек научился использовать огонь, строить жилища, изготавливать одежду и т. д. Действие социальных факторов, направленное на совершенствование отношений между людьми, наоборот, усиливалось и со временем вышло на первый план.

Человеческие расы, их происхождение и единство. Все современные люди принадлежат к одному виду — Человек разумный, в пределах которого выделяют три основные расы: европеоидную, монголоидную и негроидную (рис. 133). **Человеческая раса** — это исторически сложившаяся группа людей с общими наследственно закрепленными морфологическими признаками. Различия между расами незначительны, они сводятся к особенностям цвета кожи, глаз и волос, формы носа, губ и некоторым другим признакам.

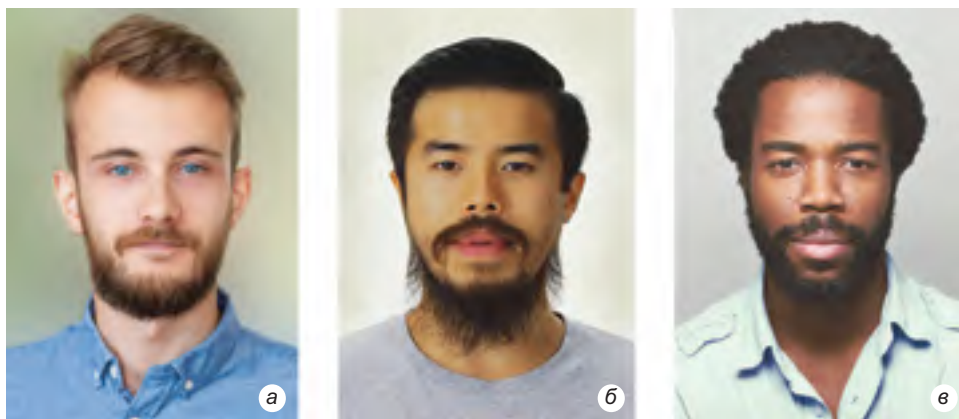


Рис. 133. Представители основных человеческих рас:
а — европеоид; б — монголоид; в — негроид

Формирование рас Человека разумного было обусловлено широким расселением кроманьонцев и возникшей вследствие этого географической изоляцией. Осваивая различные регионы планеты, популяции человека попадали в разные климатические условия и постепенно накапливали различия. Признаки, характерные для основных рас человека, представлены в таблице 22.

Таблица 22. Признаки основных человеческих рас

Признак	Раса		
	Европеоидная (евразийская)	Монголоидная (азиатско-американская)	Негроидная (австрало-негроидная)
Цвет кожи	Светлый у северных групп, смуглый у южных и восточных	Смуглый, с желтоватым оттенком	Темный
Волосы	Мягкие, чаще прямые или волнистые, цвет варьирует от светлого до темного	Жесткие, прямые, темные	Жесткие, курчавые, темные
Рост усов и бороды у мужчин	Обильный	Слабый	Слабый

Продолжение

Признак	Раса		
	Европеоидная (евразийская)	Монголоидная (азиатско-американская)	Негроидная (австрало-негроидная)
Особенности лица	Узкое, челюсти не выступают	Широкое, уплощенное, сильно выступают скулы, челюсти не выступают	Узкое, выступает челюстная часть
Форма носа	Узкий, выступающий	Средней ширины, слабо выступающий	Широкий, слабо выступающий
Толщина губ	Тонкие или средней толщины	Средней толщины	Толстые, вздутые
Цвет глаз	От светло-голубого до почти черного	Темные	Темные
Разрез глаз	Широкий	Узкий	Широкий
Эпикантус*	Не характерен	Сильно развит	Не характерен
* Эпикантус — особая складка у внутреннего угла глаза, образованная кожей верхнего века.			

Многие расовые признаки являются приспособительными. Так, например, **негроидная раса** сформировалась в тропических лесах и саваннах Африки, т. е. в условиях жаркого климата. Темный цвет кожи негроидов служит защитой от избытка ультрафиолетовых лучей, а курчавые волосы, создающие теплоизолирующий слой, предохраняют голову от перегрева. Областью возникновения **европеоидной расы**, вероятно, была Европа. Европеоиды приспособлялись к выживанию в холодном и влажном климате. Их светлая кожа способствует поглощению ультрафиолетовых лучей, необходимых для синтеза витамина D. Узкий выступающий нос



Рис. 134. Эпикантус
(указан фигурной скобкой)

европеоидов хорошо согревает вдыхаемый воздух. **Монголоидная раса** возникла, по-видимому, в условиях степей и полупустынь Азии. Монголоиды адаптировались к сухому континентальному климату — холодным зимам и жаркому лету с песчаными бурями. Узкий разрез глаз и наличие эпикантуса (рис. 134), вероятно, обеспечивали защиту их глаз от попадания пыли.



В настоящее время расовые особенности не имеют существенного значения для жизнедеятельности людей. По ряду признаков, таких, например, как объем и строение головного мозга, строение гортани, кисти и стопы, форма позвоночника, расы практически не различаются. Между представителями разных рас нет никаких принципиальных отличий в умственных способностях, т. е. способностях к познанию, творческой и трудовой деятельности. Единство рас доказывается также отсутствием между ними генетической изоляции, о чем свидетельствует рождение полноценного потомства в межрасовых браках. Таким образом, все расы находятся на одном и том же уровне эволюционного развития и являются равноценными.

Расизм — совокупность антинаучных концепций, в основе которых лежат положения о физической и психической неравноценности человеческих рас и о решающем влиянии расовых различий на историю и культуру человеческого общества. Расисты не признают единства происхождения рас, расовые различия расценивают как видовые. Для расизма характерна идея о разделении людей на «высшие» и «низшие» расы. Причем «высшие» якобы являются единственными создателями цивилизации, призванными к господству, а «низшие» не способны к созданию и усвоению высокой культуры и обречены быть объектами эксплуатации. Идеи о делении рас на «высшие» и «низшие» направлены на оправдание войн, колониальной политики и расовой дискриминации. Они не имеют под собой никакого научного обоснования.

Особенности эволюции человека на современном этапе. Для современного этапа эволюции человека характерно существенное ослабление действия естественного отбора. Человек защитил себя от многих неблагоприятных факторов среды, поэтому необходимость появления нового, более совершенного вида, отпала. Со времени появления кроманьонцев облик людей почти не изменился — он поддерживается стабилизирующей формой естественного отбора. Следовательно, в отношении человека естественный отбор утратил видообразующую роль.

Однако в пределах вида эволюция продолжается и в настоящее время. Так, движущий отбор направлен на совершенствование иммунитета человека, на замедление процессов старения и увеличение продолжительности жизни. Наблюдается увеличение роста, уменьшение массивности скелета и повышение стройности людей, ускоряются темпы их физического и полового развития.

На нашей планете почти не осталось малочисленных и изолированных человеческих популяций. В связи с этим действие дрейфа генов и волн жизни на популяции человека существенно снизилось. Изоляция, которая играла важную роль в антропогенезе и привела к формированию рас, в настоящее время практически утратила эволюционное значение в отношении человека. Наоборот, в современном мире растет роль миграций. Вследствие

этого между человеческими популяциями усилился поток генов, что ведет к смешению народов и рас. Этому способствует также исчезновение сословных, национальных, расовых и других социальных барьеров.

Мутационная изменчивость на современном этапе сохраняет свое значение в антропогенезе. Мутации обогащают популяции людей новыми признаками, многие (и не только полезные) передаются следующим поколениям. В последние годы в ряде регионов наблюдается рост мутагенеза. Это связано, прежде всего, с химическим и радиоактивным загрязнением окружающей среды.

Как уже отмечалось, на современном этапе ведущую роль в развитии человечества играют социальные факторы. Действие многих биологических факторов (борьбы за существование, естественного отбора, дрейфа генов, популяционных волн, изоляции) в значительной степени ослабело. Однако мутации и поток генов оказывают в наше время существенное влияние на генофонд популяций Человека разумного.



На начальных этапах антропогенеза ведущую роль в эволюции человека играли биологические факторы, которые способствовали формированию его морфофизиологических особенностей. Вместе с тем усиливалось и со временем вышло на первый план действие социальных факторов, направленных на совершенствование отношений между людьми. Все ныне живущие люди принадлежат к виду Человек разумный, в пределах которого выделяют три основные расы: европеоидную, монголоидную и негроидную. Различия между расами незначительны, они сформировались в ходе антропогенеза вследствие географической изоляции. Все расы находятся на одном уровне эволюционного развития и являются равноценными. На современном этапе эволюция человека не направлена на появление нового вида, ведущую роль в антропогенезе играют социальные факторы.



1. Перечислите биологические факторы антропогенеза. Назовите социальные факторы эволюции человека.
2. Какую роль играли биологические и социальные факторы на разных этапах антропогенеза?
3. Охарактеризуйте основные человеческие расы. Что явилось причиной их возникновения?
4. Приведите доказательства единства рас человека.
5. В чем заключается суть расизма? Докажите несостоятельность этих представлений.
6. Каковы особенности эволюции человека на современном этапе? Роль каких факторов в ходе антропогенеза постепенно усиливалась? Ослабевала?
- 7*. Как вы можете объяснить выражение Ф. Энгельса: «Рука является не только органом труда, она также и продукт его»?

ПОДВЕДЕМ ИТОГИ

Основными гипотезами возникновения жизни на Земле являются гипотезы креационизма, внесемного происхождения и биохимические. Среди последних наибольшее научное признание получила коацерватная гипотеза Опарина — Холдейна.

Первое эволюционное учение разработал Ж.-Б. Ламарк. Создателем эволюционной теории, которая стала фундаментом для развития современной биологии, является Ч. Дарвин. В XX в. на основании учения Дарвина, а также достижений в области генетики, экологии и других наук была разработана синтетическая теория эволюции (СТЭ). Согласно СТЭ элементарной единицей эволюции является популяция, предпосылками эволюции — мутационная и комбинативная изменчивость, поток и дрейф генов, популяционные волны и изоляция. Движущие силы эволюционного процесса — это борьба за существование и естественный отбор. Основные результаты эволюции — возникновение адаптаций у живых организмов и видообразование.

Выделяют два главных направления эволюции — биологический прогресс и биологический регресс. Основные пути достижения биологического прогресса — это арогенез, аллогенез и катагенез. Способами осуществления эволюционного процесса являются дивергенция и конвергенция. Современная наука обладает множеством данных, доказывающих эволюционное развитие органического мира.

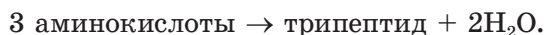
Классификацией организмов, изучением их многообразия, происхождения и родственных отношений занимается систематика. Современная систематика является отражением исторического развития живой природы.

Процесс возникновения и эволюционного развития человека называется антропогенезом. Родство людей с животными доказывают многие признаки, но ряд особенностей отличает человека от остальных животных. Эти различия связаны с прямохождением, развитием мышления и речи, трудовой деятельностью. На ранних этапах антропогенеза главную роль в эволюции людей играли биологические факторы. Однако со временем усиливалось и вышло на первый план действие социальных факторов. Все современные люди принадлежат к виду Человек разумный.

Примеры решения задач

§ 3. • В лаборатории синтезировали трипептид, в состав которого вошли остатки одной и той же аминокислоты. Определите молекулярную массу использованной аминокислоты, если молекулярная масса трипептида равна 405.

Решение. 1. Трипептид образован тремя аминокислотными остатками, следовательно, он содержит две пептидные связи. При образовании каждой из них выделилась молекула воды:



Суммарная молекулярная масса продуктов реакции составляет:

$$M(\text{трипептида}) + M(2\text{H}_2\text{O}) = 405 + 2 \cdot 18 = 441.$$

2. Согласно закону сохранения массы суммарная молекулярная масса исходных веществ (трех одинаковых молекул аминокислот) также равна 441. Значит, молекулярная масса использованной аминокислоты равна: $M(\text{аминокислоты}) = 441 : 3 = 147$.

Ответ: молекулярная масса использованной аминокислоты равна 147.

§ 7. • Фрагмент молекулы ДНК (двойной спирали) имеет длину 68 нм и содержит 120 адениловых нуклеотидов (А). Рассчитайте процентное содержание всех типов нуклеотидов, входящих в состав данного фрагмента ДНК.

Решение. 1. Найдем общее количество нуклеотидов в данном фрагменте ДНК. Один виток двойной спирали ДНК содержит 10 пар нуклеотидов и имеет длину 3,4 нм. Следовательно, одна пара нуклеотидов занимает участок ДНК длиной 0,34 нм. Значит, данный фрагмент содержит: $68 : 0,34 = 200$ пар нуклеотидов = 400 нуклеотидов.

2. Процентное содержание адениловых нуклеотидов в этом фрагменте равно: $A = 120 : 400 \cdot 100 \% = 30 \%$. Согласно правилу Чаргаффа в молекуле ДНК $A = T$, $G = C$. Следовательно, $A = T = 30 \%$. На остальные нуклеотиды (Г и Ц) приходится: $100 \% - 30 \% - 30 \% = 40 \%$. $G = C = 40 \% : 2 = 20 \%$.

Ответ: $A = 30 \%$, $T = 30 \%$, $G = 20 \%$, $C = 20 \%$.

§ 19. • Кариотип волка представлен 78 хромосомами. Чему равно количество хромосом (n) и хроматид (c):

а) в соматической клетке волка во время постсинтетического периода интерфазы;

б) в сперматозоиде волка;

в) у каждого полюса клетки кишечника в конце анафазы митоза;

г) в дочерних клетках, образовавшихся после мейоза I?

Решение. 1. Клетки тела волка содержат диплоидный набор хромосом. Следовательно, кариотип волка $2n = 78$.

2. Соматические клетки в G_2 -периоде содержат набор $2n4c$, что для волка составляет 78 хромосом, 156 хроматид. Сперматозоиды образуются в результате мейоза, значит, их набор $1n1c$ — 39 хромосом и 39 хроматид (хроматиды представляют собой дочерние хромосомы). Клетка кишечника — соматическая, в конце анафазы митоза у каждого полюса находится $2n2c$, т. е. 78 хромосом и 78 хроматид. Набор дочерних клеток после мейоза I составляет $1n2c$ или 39 хромосом, 78 хроматид.

Ответ: а) $n = 78$, $c = 156$; б) $n = 39$, $c = 39$; в) $n = 78$, $c = 78$; г) $n = 39$, $c = 78$.

§ 21. • Сколько граммов кислорода необходимо для полного окисления 360 г глюкозы? Какое количество АТФ (моль) получит организм при таком окислении?

Решение. 1. Найдем количество глюкозы (моль), подвергшейся полному окислению.

$$M(C_6H_{12}O_6) = 12 \cdot 6 + 1 \cdot 12 + 16 \cdot 6 = 180 \text{ г/моль.}$$

$$n(C_6H_{12}O_6) = m : M = 360 \text{ г} : 180 \text{ г/моль} = 2 \text{ моль.}$$

2. Суммарное уравнение аэробного дыхания:



Для полного окисления 1 моль глюкозы необходимо 6 моль кислорода, при этом организм получает 38 моль АТФ. Следовательно, для полного окисления 2 моль глюкозы понадобится 12 моль кислорода, энергетический выход при этом составит 76 моль АТФ.

3. Рассчитаем массу кислорода.

$$M(O_2) = 16 \cdot 2 = 32 \text{ г/моль.}$$

$$m(O_2) = n \cdot M = 12 \text{ моль} \cdot 32 \text{ г/моль} = 384 \text{ г.}$$

Ответ: необходимо 384 г кислорода, организм получит 76 моль АТФ.

§ 22. • Сколько углекислого газа (кг) было поглощено растениями в процессе фотосинтеза, если известно, что ими было синтезировано 900 г глюкозы?

Решение. 1. Найдем количество (моль) синтезированной глюкозы.

$$M(C_6H_{12}O_6) = 12 \cdot 6 + 1 \cdot 12 + 16 \cdot 6 = 180 \text{ г/моль.}$$

$$n(C_6H_{12}O_6) = m : M = 900 \text{ г} : 180 \text{ г/моль} = 5 \text{ моль.}$$

2. Общее уравнение фотосинтеза: $6CO_2 + 6H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2$.

Для синтеза 1 моль глюкозы необходимо 6 моль CO_2 . Значит, для образования 5 моль глюкозы нужно $5 \cdot 6 = 30$ моль CO_2 .

3. Определим массу поглощенного CO_2 .

$$M(CO_2) = 12 + 16 \cdot 2 = 44 \text{ г/моль.}$$

$$m(CO_2) = n \cdot M = 30 \text{ моль} \cdot 44 \text{ г/моль} = 1320 \text{ г} = 1,32 \text{ кг.}$$

Ответ: растения поглотили 1,32 кг углекислого газа.

§ 24. • Установите последовательность антикодонов тРНК, участвующих в синтезе пептида, если соответствующая нетранскрибируемая цепь молекулы ДНК содержит последовательность нуклеотидов ЦАТЦТАТГЦТЦТАГ. С помощью таблицы генетического кода определите последовательность аминокислотных остатков данного пептида.

Решение. 1. По принципу комплементарности установим последовательность нуклеотидов транскрибируемой цепи ДНК и соответствующей матричной РНК (учитывая, что в молекуле РНК вместо тимина содержится урацил). Затем с помощью таблицы генетического кода установим структуру закодированного пептида.

Нетранскрибируемая цепь ДНК:	ЦАТ	ЦЦТ	АТГ	ЦТЦ	ТАГ
Транскрибируемая цепь ДНК:	ГТА	ГГА	ТАЦ	ГАГ	АТЦ
мРНК (иРНК):	ЦАУ	ЦЦУ	АУГ	ЦУЦ	УАГ
Пептид:	Гис —	Про —	Мет —	Лей	стоп

2. Запишем антикодоны соответствующих тРНК. При этом не забываем, что молекул тРНК, антикодоны которых соответствовали бы стоп-кодонам, не существует.

Антикодоны тРНК: ГУА ГГА УАЦ ГАГ —

Ответ: последовательность антикодонов тРНК: ГУА, ГГА, УАЦ, ГАГ. Последовательность аминокислотных остатков пептида: Гис—Про—Мет—Лей.

§ 31. • У человека умение лучше владеть правой рукой (праворукость) полностью доминирует над леворукостью. Женщина-правша, отец которой был леворуким, вышла замуж за мужчину-левшу. Какова вероятность рождения в этой семье ребенка-левши?

Решение. 1. Введем обозначения генов:

A — праворукость (правша);

a — леворукость (левша).

2. Определим генотипы родителей и запишем ход скрещивания. Женщина правша, значит, она может иметь генотип AA или Aa . В условии также сказано, что ее отец был левшой (генотип aa), значит, дочь унаследовала от него ген a . Следовательно, генотип женщины Aa . Генотип ее мужа aa , т. к. по условию задачи он левша. Скрещивание можно записать любым способом (на выбор):

Генная форма записи

$P:$ ♀ Aa × ♂ aa

$G:$ (A) , (a) (a)

$F_1:$ Aa aa
 правша левша
 50 % 50 %

Хромосомная форма записи

$P:$ ♀ $\frac{A}{a}$ × ♂ $\frac{a}{a}$

$G:$ $\left(\underline{A} \right)$, $\left(\underline{a} \right)$ $\left(\underline{a} \right)$

$F_1:$ $\frac{A}{a}$ $\frac{a}{a}$

 правша левша

 50 % 50 %

3. Итак, расщепление по фенотипу (и по генотипу) в потомстве составило 1 : 1.

Ответ: вероятность рождения ребенка-левши — 50 %.

§ 32. • Все потомки, полученные от скрещивания растений львиного зева с широкими и узкими листьями, имеют средние по ширине листья. В результате скрещивания растений, имеющих средние листья, получено 80 растений львиного зева. Сколько из них имеют узкие листья, если расщепление соответствует теоретически ожидаемому? Как наследуется ширина листьев у львиного зева?

Решение. 1. Гены, определяющие ширину листьев львиного зева, взаимодействуют по типу неполного доминирования, поскольку у гибридов проявляется промежуточный признак — средние листья. Значит, растения со средними листьями — гетерозиготы.

2. Из условия задачи неочевидно, какой признак является доминантным (широкие листья или узкие), а какой — рецессивным. При неполном доминировании это не важно, понятия «доминантный» и «рецессивный» в данном случае используются только ради удобства (в отличие от полного доминирования). Допустим, доминантный ген определяет широкие листья, а рецессивный — узкие (можно обозначить гены «наоборот», ответ задачи от этого не изменится). Введем обозначения генов, укажем фенотип гетерозиготных растений:

A — широкие листья;

a — узкие листья;

Aa — средние листья.

3. Запишем ход скрещивания растений со средними листьями:

Генная форма записи				
$P:$	♀ Aa	×	♂ Aa	
$G:$	$\textcircled{A}$, $\textcircled{a}$		$\textcircled{A}$, $\textcircled{a}$	
$F_1:$	AA	Aa	Aa	aa
	широкие	средние		узкие
	25 %	50 %		25 %

Хромосомная форма записи				
$P:$	♀ $\frac{A}{a}$	×	♂ $\frac{A}{a}$	
$G:$	$\textcircled{A}$, $\textcircled{a}$		$\textcircled{A}$, $\textcircled{a}$	
$F_1:$	$\frac{A}{A}$	$\frac{A}{a}$	$\frac{A}{a}$	$\frac{a}{a}$
	широкие	средние		узкие
	25 %	50 %		25 %

4. В потомстве наблюдается расщепление 1 : 2 : 1. Общее количество потомков — 80, при этом узкие листья наследуют 25 %. Значит, количество растений с узкими листьями: $80 \cdot 25 \% : 100 \% = 20$.

Ответ: ширина листьев у львиного зева наследуется по типу неполного доминирования. Узкие листья имеют 20 растений.

• Мужчина с кровью I группы женился на женщине, имеющей кровь IV группы. Какова вероятность рождения в этой семье ребенка с кровью: а) I группы? б) II? в) III? г) IV?

Решение. 1. Группы крови по системе АВ0 контролируются тремя генами, два из которых взаимодействуют по типу кодоминирования, что приводит к появлению крови IV группы. Введем обозначения, укажем соответствующие признаки (не забывая о IV группе крови):

I^0 — I группа крови;
 I^A — II группа крови;
 I^B — III группа крови;
 $I^A I^B$ — IV группа крови.

2. Генотип человека с IV группой крови — только $I^A I^B$, с I — только $I^0 I^0$, другие варианты исключены. Запишем ход скрещивания:

Генная форма записи		
P:	♀ $I^A I^B$	× ♂ $I^0 I^0$
G:	I^A , I^B	I^0
F ₁ :	$I^A I^0$	$I^B I^0$
	II группа	III группа
	50 %	50 %

Хромосомная форма записи		
P:	♀ $\frac{I^A}{I^B}$	× ♂ $\frac{I^0}{I^0}$
G:	$\frac{I^A}{-}$, $\frac{I^B}{-}$	$\frac{I^0}{-}$
F ₁ :	$\frac{I^A}{I^0}$	$\frac{I^B}{I^0}$
	II группа	III группа
	50 %	50 %

3. Расщепление в потомстве 1 : 1. Вероятность рождения ребенка с кровью II группы — 50 %, III — 50 %. Появление детей с кровью I или IV групп в этой семье невозможно.

Ответ: а) 0 %; б) 50 %; в) 50 %; г) 0 %.

§ 33. • У человека резус-положительность полностью доминирует над резус-отрицательностью. В семье, где оба родителя резус-положительные, у матери кровь I группы, а у отца — III, родился резус-отрицательный ребенок с кровью I группы. Какова вероятность рождения у этих родителей резус-положительного ребенка с кровью III группы?

Решение. 1. Введем обозначения генов:

I^0 — I группа крови;
 I^A — II группа крови;
 I^B — III группа крови;
 $I^A I^B$ — IV группа крови;
 D — резус-положительность (Rh^+);
 d — резус-отрицательность (Rh^-).

2. Установим генотипы родителей. По условию задачи у резус-положительной матери кровь I группы, что позволяет записать часть ее генотипа (фенотипический радикал) следующим образом: I^0I^0D — (или $\frac{I^0}{I^0}\frac{D}{-}$). У резус-положительного отца кровь III группы — запишем часть его генотипа в виде: $I^B D$ — (или $\frac{I^B}{-}\frac{D}{-}$). В условии сказано, что у этих родителей есть резус-отрицательный ребенок с кровью I группы — его генотип I^0I^0dd (или $\frac{I^0}{I^0}\frac{d}{d}$). У ребенка в каждой аллельной паре один из генов получен от матери, другой — от отца. Значит, у обоих родителей в генотипе имеется как ген I^0 , так и ген d . Дополним генотипы родителей соответствующими генами и запишем скрещивание:

Генная форма записи			
P:	♀ I^0I^0Dd	×	♂ I^BI^0Dd
G:	$(I^0D), (I^0d)$		$(I^BD), (I^Bd), (I^0D), (I^0d)$

Хромосомная форма записи			
P:	♀ $\frac{I^0}{I^0} \frac{D}{d}$	×	♂ $\frac{I^B}{I^0} \frac{D}{d}$
G:	$(\frac{I^0D}{-}), (\frac{I^0d}{-})$		$(\frac{I^BD}{-}), (\frac{I^Bd}{-}), (\frac{I^0D}{-}), (\frac{I^0d}{-})$

3. Построим решетку Пеннета, в ячейках которой укажем генотипы и фенотипы детей (F_1):

	(I^BD)	(I^Bd)	(I^0D)	(I^0d)
(I^0D)	I^BI^0DD III Rh ⁺	I^BI^0Dd III Rh ⁺	I^0I^0DD I Rh ⁺	I^0I^0Dd I Rh ⁺
(I^0d)	I^BI^0Dd III Rh ⁺	I^BI^0dd III Rh ⁻	I^0I^0Dd I Rh ⁺	I^0I^0dd I Rh ⁻

	$(\frac{I^BD}{-})$	$(\frac{I^Bd}{-})$	$(\frac{I^0D}{-})$	$(\frac{I^0d}{-})$
$(\frac{I^0D}{-})$	$\frac{I^B}{I^0} \frac{D}{D}$ III Rh ⁺	$\frac{I^B}{I^0} \frac{D}{d}$ III Rh ⁺	$\frac{I^0}{I^0} \frac{D}{D}$ I Rh ⁺	$\frac{I^0}{I^0} \frac{D}{d}$ I Rh ⁺
$(\frac{I^0d}{-})$	$\frac{I^B}{I^0} \frac{D}{d}$ III Rh ⁺	$\frac{I^B}{I^0} \frac{d}{d}$ III Rh ⁻	$\frac{I^0}{I^0} \frac{D}{d}$ I Rh ⁺	$\frac{I^0}{I^0} \frac{d}{d}$ I Rh ⁻

4. Рассчитаем вероятность рождения резус-положительного ребенка с кровью III группы: $\frac{3}{8} \cdot 100 \% = 37,5 \%$.

Ответ: вероятность рождения резус-положительного ребенка с кровью III группы равна 37,5 %.

§ 35. • Дальтонизм обусловлен рецессивным геном, локализованным в X-хромосоме. В одной семье мать страдает дальтонизмом, а отец нормально различает цвета. Какова вероятность рождения в этой семье: а) ребенка, нормально различающего цвета; б) дальтоника среди сыновей?

Решение. 1. Введем обозначения генов:

A — нормальное цветоощущение (норма);

a — дальтонизм.

2. Генотип матери, страдающей дальтонизмом, — X^aX^a (в хромосомной форме записи $\frac{a}{a}$). Генотип здорового отца — X^AY ($\frac{A}{-}$). Запишем ход скрещивания:

Генная форма записи		
$P:$	$\text{♀ } X^aX^a$	$\times \quad \text{♂ } X^AY$
$G:$	(X^a)	$(X^A), (Y)$
$F_1:$	X^AX^a	X^aY
	здоровая дочь (носитель) 50 %	сын дальтоник 50 %

Хромосомная форма записи		
$P:$	$\text{♀ } \frac{a}{a}$	$\times \quad \text{♂ } \frac{A}{-}$
$G:$	(a)	$(A), (-)$
$F_1:$	$\frac{A}{a}$	$\frac{a}{-}$
	здоровая дочь (носитель) 50 %	сын дальтоник 50 %

3. Вероятность рождения ребенка с нормальным цветоощущением — 50 %, причем это только девочки, и все они будут носительницами гена дальтонизма. Все сыновья в этой семье — дальтоники, поэтому вероятность рождения дальтоника **среди сыновей** — 100 %.

Ответ: а) вероятность рождения ребенка, нормально различающего цвета, — 50 %; б) вероятность рождения дальтоника среди сыновей — 100 %.

Словарь основных терминов и понятий

А

Алкалоиды — биологически активные органические соединения преимущественно растительного происхождения. Основная функция — защита растений от поедания животными. Некоторые алкалоиды применяются в медицине.

Аллельные гены (аллели) — гены, определяющие различные (альтернативные) формы проявления одного и того же признака. Располагаются в одинаковых участках (локусах) гомологичных хромосом.

Аллогенез — путь достижения биологического прогресса, при котором организмы приобретают алломорфозы — частные адаптации, не изменяющие общий уровень организации, но позволяющие осваивать в своей среде обитания различные экологические ниши.

Альтернативные признаки — признаки, которые взаимно исключают друг друга и в норме не могут присутствовать у организма одновременно.

Анализирующее скрещивание — скрещивание особи, имеющей доминантный фенотип (анализируемая особь), с гомозиготной рецессивной особью. По фенотипам полученного потомства можно установить генотип анализируемой особи.

Аналогичные органы — органы, которые имеют внешнее сходство и выполняют одинаковые функции, но различаются по происхождению.

Антибиотики — биологически активные вещества природного или синтетического происхождения, которые вызывают гибель живых клеток или угнетают их рост и развитие.

Антигены — чужеродные для организма вещества и объекты, способные вызвать иммунный ответ.

Антикодон — участок молекулы тРНК, который состоит из трех нуклеотидов и в процессе синтеза белка комплементарно связывается с соответствующим кодоном мРНК.

Антитела (иммуноглобулины) — защитные белки, способные специфически связываться с определенными антигенами и нейтрализовать их, образуя комплексы «антиген-антитело».

Антропогенез — процесс возникновения и эволюционного развития человека.

Арогенез — путь достижения биологического прогресса, связанный с формированием ароморфозов — крупных, принципиально новых адаптаций, которые существенно повышают уровень организации живых организмов, позволяя им использовать различные условия окружающей среды или освоить новую среду жизни.

Атавизмы — признаки отдаленных эволюционных предков, которые были утрачены видом в ходе эволюции и проявляются у отдельных особей как отклонение от нормы.

Аутбридинг — метод селекции, скрещивание особей одного вида, принадлежащих к разным породам или сортам.

Аутосомы — неполовые хромосомы; все хромосомы, за исключением половых.

Б

Бактериофаги — вирусы, поражающие клетки бактерий.

Биологическая эволюция — закономерный, необратимый процесс исторического развития живой природы, направленный на повышение приспособленности организмов к меняющимся условиям окружающей среды.

Биотехнология — область науки и практической деятельности, связанная с получением различных продуктов при помощи живых организмов, культивируемых клеток и полученных из них ферментов.

Борьба за существование — совокупность многообразных взаимодействий организмов между собой и с факторами неживой природы, определяющих успех или неудачу особей в выживании и размножении.

Брожение — ферментативное бескислородное расщепление органических веществ, преимущественно углеводов. Характерно для клеток анаэробов, может протекать и в клетках аэробов при недостатке кислорода.

В

Вирион — полностью сформированная вирусная частица, способная к заражению клетки хозяина.

Вириониды — инфекционные агенты, представляющие собой кольцевую молекулу РНК без капсида.

Г

Ген — участок молекулы ДНК (у РНК-содержащих вирусов — РНК), содержащий информацию о первичной структуре определенного белка, рРНК или тРНК.

Генетика — наука, изучающая закономерности наследственности и изменчивости живых организмов.

Генетическая инженерия — совокупность методов и технологий, связанных с выделением генов из клеток живых организмов, осуществлением различных манипуляций с ними и внедрением их в другие организмы.

Генетический код — универсальная для живых организмов система записи информации о первичной структуре белков в виде последовательности нуклеотидов ДНК (мРНК).

Гено́м — совокупность наследственного (генетического) материала, заключенного в клетке организма или в вирусной частице.

Генотип — совокупность генов какого-либо организма.

Генофонд — совокупность генотипов какой-либо группы особей (например, популяции или вида).

Гетерозиготная особь (гетерозигота) — организм, в клетках которого содержатся разные аллельные гены, например Aa , Bb , $I^A I^B$.

Гиалоплазма — жидкая часть цитоплазмы, в которую погружены все внутриклеточные структуры.

Гибридизация — скрещивание особей одного вида (внутривидовая гибридизация) или разных видов (отдаленная гибридизация).

Гликокаликс — надмембранный комплекс клеток животных, образованный молекулами углеводов, которые связаны с белками и липидами цитоплазматической мембраны. Выполняет рецепторную функцию, обеспечивает узнавание клетками друг друга.

Гликолиз — многоступенчатый процесс ферментативного бескислородного расщепления глюкозы до пировиноградной кислоты, протекающий в гиалоплазме клеток.

Гомеостазис (гомеостаз) — способность живых организмов сохранять относительное постоянство состава и свойств внутренней среды.

Гомозиготная особь (гомозигота) — организм, в клетках которого содержатся одинаковые аллельные гены, например AA , aa , $I^B I^B$.

Гомологичные органы — органы, которые имеют единый план строения и общее происхождение.

Гомологичные хромосомы — парные хромосомы. Имеют одинаковое строение и содержат одинаковый набор генов (могут различаться лишь аллельными формами генов). В ходе мейоза могут обмениваться участками (явление кроссинговера).

Д

Денатурация — утрата природной структуры молекулами биополимеров (белков, нуклеиновых кислот) под действием физических или химических факторов без разрушения первичной структуры.

Дивергенция — эволюционное расхождение признаков у родственных организмов, обитающих в различных условиях среды.

Дрейф генов — случайное ненаправленное изменение частоты аллелей в генофонде популяции.

Е

Естественный отбор (согласно синтетической теории эволюции) — направленный процесс избирательного сохранения и воспроизведения адаптивных генотипов и фенотипов в популяциях.

И

Изменчивость — способность организмов приобретать новые признаки и свойства, отличающие их от родительских форм. Различают ненаследственную (модификационную) и наследственную (генотипическую) изменчивость. К наследственной относится комбинативная и мутационная изменчивость.

Изоляция — исключение или затруднение свободного скрещивания особей. Элементарный эволюционный фактор, который препятствует обмену генами между популяциями или их частями, создавая тем самым условия для видообразования.

Иммуноглобулины — см. Антитела.

Инбридинг — метод селекции, который представляет собой близкородственное скрещивание. Применяется для того, чтобы перевести большинство генов породы или сорта в гомозиготное состояние и избежать расщепления по хозяйственно ценным признакам в ряду поколений.

Интерфаза — часть клеточного цикла между двумя последовательными делениями. Как правило, включает три периода: пресинтетический (G_1), синтетический (S) и постсинтетический (G_2).

Интерфероны — защитные белки, обладающие противовирусными и противоопухолевыми свойствами.

Искусственный отбор — выбор человеком наиболее ценных в хозяйственном или декоративном отношении особей для получения от них потомства с желаемыми признаками и свойствами.

К

Капсид — белковая оболочка вирусной частицы.

Кариотип — набор хромосом, характерный для соматических клеток определенного вида живых организмов.

Катагенез — особый путь эволюции, при котором биологический прогресс организмов достигается за счет упрощения их организации — морфофизиологического регресса.

Клеточная инженерия — совокупность методов биотехнологии, позволяющих создавать и культивировать клетки, обладающие новыми свойствами.

Клеточное дыхание — многостадийный процесс, при котором в клетках происходит расщепление и окисление органических соединений, а высвобождающаяся энергия их химических связей запасается в виде АТФ. У большинства организмов клеточное дыхание протекает с использованием кислорода (аэробное дыхание), у некоторых — без участия кислорода (анаэробное дыхание).

Клеточный цикл — период существования клетки от момента ее образования из материнской клетки до собственного деления (включая это деление) или гибели.

Кодон — участок ДНК или мРНК, который состоит из трех нуклеотидов и кодирует определенную аминокислоту (либо служит сигналом окончания синтеза белка — стоп-кодон).

Комплементарность — взаимное соответствие в строении взаимодействующих молекул или их структурных компонентов. Так, в молекуле ДНК наблюдается строгое соответствие парных нуклеотидов друг другу. Комплементарные пары образуют азотистые основания: аденин и тимин, гуанин и цитозин.

Конвергенция — независимое формирование в ходе эволюции сходных признаков у неродственных организмов, обитающих в одинаковых или очень близких условиях среды.

Креационизм — религиозная и философская концепция, согласно которой природа (в том числе и все живые организмы) была создана Творцом (Богом).

Кроссинговер — обмен участками между гомологичными хромосомами в процессе мейоза.

Л

Лизоцим — защитный белок, разрушающий клеточные стенки бактерий. Содержится в слюне, секретах слизистых оболочек дыхательной, пищеварительной, выделительной, половых систем, молоке млекопитающих и др.

Лokus — участок хромосомы, занимаемый тем или иным геном.

М

Метаболизм — обмен веществ; совокупность процессов химического превращения веществ в живых организмах от момента их поступления в организм до выделения конечных продуктов. Включает реакции синтеза (анаболизм) и расщепления веществ (катаболизм).

Множественный аллелизм — существование гена более чем в двух аллельных формах. Например, для гена, определяющего группы крови человека, известны три аллельные формы: I^A , I^B и I^0 .

Мутации — наследуемые изменения генетического материала организмов.

Н

Наследование — процесс передачи наследственной (генетической) информации от одного поколения организмов другому поколению.

Наследственность — свойство живых организмов сохранять и передавать потомкам свои признаки и свойства.

Неаллельные гены — гены, расположенные в негомологичных хромосомах (в этом случае они наследуются независимо) или в разных локусах гомологичных хромосом (в этом случае они наследуются сцепленно).

Норма реакции — диапазон модификационной изменчивости признака. Норма реакции определяется генотипом и передается по наследству.

О

Органоиды (органеллы) — постоянные специализированные структуры цитоплазмы, осуществляющие определенные функции. Различают немембранные, одномембранные и двумембранные органоиды.

Осмоз — диффузия молекул растворителя (например, воды) через избирательно проницаемую мембрану (например, плазмалемму), разделяющую растворы с различной концентрацией растворенных веществ. При этом молекулы растворителя перемещаются из менее концентрированного раствора в более концентрированный.

Отдаленная гибридизация — метод селекции, скрещивание организмов, принадлежащих к разным видам.

П

Плазмиды — внехромосомные факторы наследственности; небольшие молекулы ДНК, способные существовать в клетке в автономном (не связанном с хромосомами) состоянии, самостоятельно удваиваться и при делении передаваться дочерним клеткам.

Порода — совокупность домашних животных одного вида, которая искусственно создана человеком и характеризуется определенными морфологическими, физиологическими и хозяйственными особенностями.

Поток генов — перенос генов из одной популяции в другую, который происходит вследствие миграции особей, перемещения семян, пыльцы и т. д.

Прокариоты — организмы, клетки которых не имеют оформленного ядра и мембранных органоидов. Прокариотами являются бактерии.

Р

Реакция матричного синтеза — процесс синтеза из мономеров молекулы биополимера, строение которого полностью определяется структурой молекулы-матрицы (продукт реакции матричного синтеза представляет собой «отпечаток» или «слепок» матрицы). Основные реакции матричного синтеза: репликация, транскрипция и трансляция.

Репликация ДНК — удвоение молекулы ДНК, одна из реакций матричного синтеза. Биосинтез двух дочерних цепей ДНК осуществляется с использованием исходных (материнских) цепей в качестве матриц.

Рудименты — органы, которые в процессе эволюции утратили свое основное значение и сохранились у современных видов в зачаточном состоянии, хотя были хорошо развиты у предков.

С

Селекция — наука о создании новых и усовершенствовании уже существующих сортов растений, пород животных и штаммов микроорганизмов.

Систематика — наука, которая изучает многообразие, происхождение, филогенетические связи организмов и занимается их классификацией.

Соматическая гибридизация — слияние разных типов соматических клеток одного организма или организмов, принадлежащих к разным видам.

Сорт — созданная в результате селекции совокупность культурных растений одного вида, устойчиво обладающих в конкретных условиях возделывания определенными морфологическими, физиологическими и хозяйственными признаками.

Суперкапсид — оболочка из липидов и белков, покрывающая капсид некоторых вирусов.

Т

Транскрипция — биосинтез РНК на соответствующих участках одной из цепей ДНК (транскрибируемой) — одна из реакций матричного синтеза (матрицей служит транскрибируемая цепь ДНК).

Трансляция — биосинтез белка из аминокислот, происходящий в рибосомах, — одна из реакций матричного синтеза (матрицей служит мРНК).

Тургорное давление — давление внутреннего содержимого клетки на ее оболочку.

Ф

Фенотип — совокупность признаков и свойств организма.

Фенотипический радикал — часть генотипа особи, определяющая ее фенотип. Например, для особи, у которой проявились два доминантных признака: $A-B-$.

Ферменты — белки, ускоряющие протекание химических реакций в живых организмах, т. е. выполняющие функцию биологических катализаторов.

Феромоны — биологически активные вещества, которые вырабатываются специализированными железами (или клетками) животных, выделяются во внешнюю среду и оказывают воздействие на поведение, физиологическое состояние или развитие особей того же вида.

Филогенез — процесс исторического развития как органического мира в целом, так и отдельных групп организмов.

Фотосинтез — процесс образования органических веществ из углекислого газа и воды, протекающий с поглощением световой энергии при участии фотосинтетических пигментов в клетках зеленых растений, водорослей и некоторых бактерий.

Х

Хроматин — основной компонент клеточного ядра, состоящий преимущественно из молекул ДНК и белков. В начале деления клетки хроматин спирализуется (компактизируется), образуя хромосомы.

Ц

Цитология — наука, изучающая строение, функционирование, размножение, старение и гибель клеток.

Цитоплазма — внутреннее содержимое клетки, за исключением ядра, ограниченное плазмалеммой. В состав цитоплазмы входят гиалоплазма, цитоскелет и органоиды.

Цитоскелет — внутриклеточный скелет; трехмерная сеть, образованная белками и пронизывающая гиалоплазму клетки. Выполняет опорную функцию, обеспечивает внутриклеточные движения и др.

Ш

Штамм — искусственно созданная человеком совокупность микроорганизмов одного вида, имеющих определенные наследственно закрепленные признаки и свойства, а также однотипную реакцию на действие факторов окружающей среды.

Э

Экзоцитоз — выведение веществ, заключенных в мембранную упаковку, из клетки во внеклеточную среду.

Эндоцитоз — поглощение клеткой твердых частиц (фагоцитоз) или растворов (пиноцитоз) путем формирования мембранных пузырьков, образованных плазмалеммой.

Эукариоты — организмы, в клетках которых имеется оформленное ядро, а также мембранные и немембранные органоиды. К эукариотам относятся протисты, грибы, растения и животные.

Содержание

От авторов	3
Введение	5

Глава 1

Химические компоненты живых организмов

§ 1. Содержание химических элементов в организме.	
Макро- и микроэлементы	7
§ 2. Химические соединения в живых организмах.	
Неорганические вещества	11
§ 3. Органические вещества. Аминокислоты. Белки	17
§ 4. Свойства и функции белков	24
§ 5. Углеводы	31
§ 6. Липиды	35
§ 7. Нуклеиновые кислоты. Строение и функции ДНК	40
§ 8. Строение и функции РНК. АТФ	45
§ 9. Биологически активные вещества	49

Глава 2

Клетка — структурная и функциональная единица живых организмов

§ 10. Клеточная теория. Общий план строения клетки	54
§ 11. Поверхностный аппарат клетки	60
§ 12. Гиалоплазма. Цитоскелет. Немембранные органоиды	67
§ 13. Мембранные органоиды	71
§ 14. Ядро клетки	77
§ 15. Особенности строения клеток прокариот и эукариот	81
§ 16. Клеточный цикл. Репликация ДНК	86
§ 17. Митоз. Амитоз	91
§ 18. Мейоз	95
§ 19. Строение и образование половых клеток	101

Глава 3

Обмен веществ и преобразование энергии в организме

§ 20. Общая характеристика обмена веществ и преобразования энергии	108
§ 21. Клеточное дыхание. Брожение	111
§ 22. Фотосинтез	115
§ 23. Генетический код и его свойства	121
§ 24. Реализация наследственной информации	124

Глава 4

Неклеточные формы жизни — вирусы

§ 25. Строение, многообразие и размножение вирусов	131
§ 26. Вирусные заболевания и их профилактика	136

Глава 5

Роль регуляции и иммунной системы в поддержании постоянства внутренней среды организма

§ 27. Регуляция жизненных функций организма	142
§ 28. Общая (неспецифическая) защита внутренней среды организма	147
§ 29. Специфическая иммунная защита внутренней среды организма	150

Глава 6

Наследственность и изменчивость организмов

§ 30. Моногибридное скрещивание. Первый и второй законы Менделя	156
§ 31. Цитологические основы наследования признаков при моногибридном скрещивании	160
§ 32. Взаимодействие аллельных генов. Анализирующее скрещивание ...	165
§ 33. Дигибридное скрещивание. Третий закон Менделя	170
§ 34. Хромосомная теория наследственности	175
§ 35. Генетика пола	181
§ 36. Модификационная изменчивость	187
§ 37. Генотипическая изменчивость	193
§ 38. Изучение наследственности и изменчивости человека	198
§ 39. Наследственные болезни человека	204

Глава 7

Селекция и биотехнология

§ 40. Селекция и ее роль в жизни человечества	210
§ 41. Биотехнология и ее роль в развитии человечества в XXI в. Трансгенные растения	214
§ 42. Биотехнология и ее роль в развитии человечества в XXI в. Трансгенные микроорганизмы и животные. Клеточная инженерия	218

Глава 8

Эволюция органического мира

§ 43. Основные гипотезы происхождения жизни	224
§ 44. История развития эволюционных взглядов	229
§ 45. Основные положения синтетической теории эволюции. Популяция — элементарная единица эволюции. Предпосылки эволюции	234
§ 46. Движущие силы эволюции	240
§ 47. Результаты эволюции	244
§ 48. Основные доказательства эволюции	249
§ 49. Прогресс и регресс в эволюции. Пути достижения биологического прогресса. Способы осуществления эволюционного процесса	256
§ 50. Принципы систематики. Современная биологическая система ...	262
§ 51. Формирование представлений об эволюции человека. Место человека в зоологической системе	266
§ 52. Этапы и направления эволюции человека	271
§ 53. Факторы эволюции человека. Человеческие расы. Эволюция человека на современном этапе	277
Примеры решения задач	284
Словарь основных терминов и понятий	292

(Название учреждения образования)

Учебный год	Имя и фамилия учащегося	Состояние учебного пособия при получении	Оценка учащегося за пользование учебным пособием
20 /			
20 /			
20 /			
20 /			
20 /			

Учебное издание

Дашков Максим Леонидович
Песнякевич Александр Георгиевич
Головач Алексей Михайлович

БИОЛОГИЯ

Учебное пособие для 11 класса
учреждений общего среднего образования
с русским языком обучения
(с электронным приложением для повышенного уровня)

Зав. редакцией *Г. А. Бабаева*. Редакторы *Е. В. Литвинович, Т. С. Юдчиц, Е. И. Черникова*.
Художественный редактор *Е. П. Протасеня*. Технический редактор и компьютерная
верстка *И. И. Дубровской*. Корректоры *О. С. Козицкая, Е. П. Тхир, А. В. Алешко*.

Подписано в печать 30.03.2021. Формат $70 \times 90^{1/16}$. Бумага офсетная. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 22,23. Уч.-изд. л. 17,0 + 32,8 эл. прил. Тираж 120 000 экз. Заказ .

Издательское республиканское унитарное предприятие «Народная асвета» Министер-
ства информации Республики Беларусь. Свидетельство о государственной регистрации
издателя, изготовителя, распространителя печатных изданий № 1/2 от 08.07.2013.
Пр. Победителей, 11, 220004, Минск, Республика Беларусь.

Открытое акционерное общество «Полиграфкомбинат им. Я. Коласа».

Свидетельство о государственной регистрации издателя, изготовителя,
распространителя печатных изданий № 2/3 от 10.09.2018. Ул. Корженевского, 20,
220024, Минск, Республика Беларусь.

Правообладатель Народная асвета